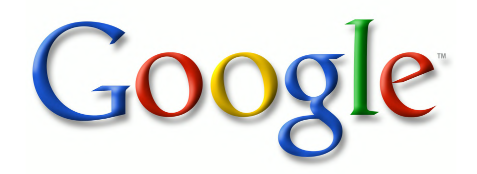
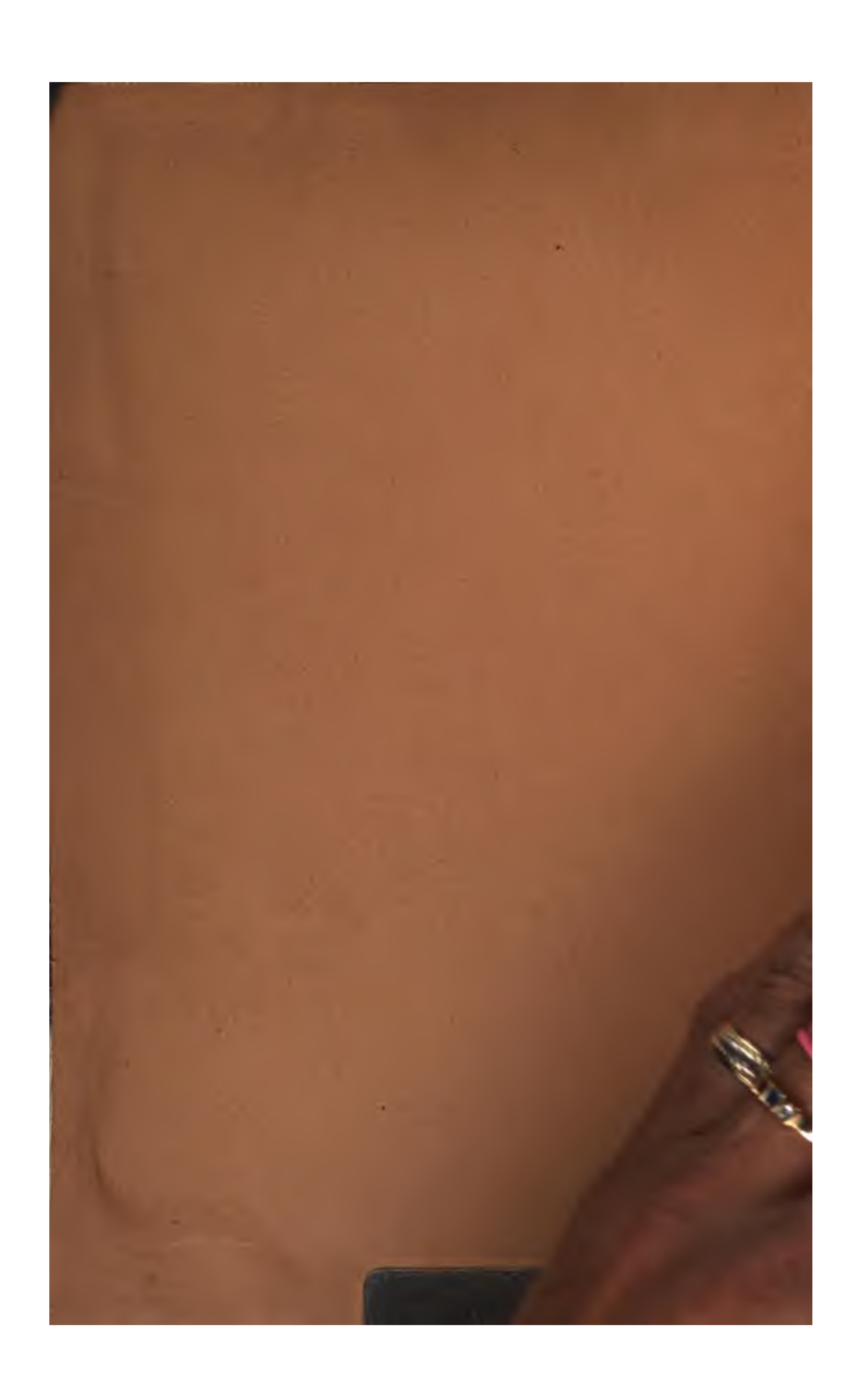



Stanford University Libraries
3 6105 013 953 596







JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer
Professor an der Universität Leipzig

und

E. Strasburger
Professor an der Universität Bonn

Dreissigster Band

Mit 22 lithographirten Tafeln und 100 Textabbildungen

Berlin 1897

Verlag von Gebrüder Borntraeger



Inhalt.

[redacted]



Verzeichniss der Tafeln.



Alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnetes Inhaltsverzeichniss.



Untersuchungen über die Assimilationsorgane der Leguminosen.

Von

J. Reinke.

Mit 96 Zinkätzungen.

I. Das Problem.

Meine Studien über den Flechtenthallus machten den Wunsch in mir rege, auch den assimilirenden Apparat der zu einer grösseren Familie der Dikotylen gehörenden Pflanzentypen einer vergleichenden Betrachtung zu unterziehen. Hierfür wählte ich die natürliche Ordnung der *Leguminosen*, welche, über den ganzen Erdball verbreitet, mit ihren 7000 Species und der mannigfaltigen Ausgestaltung ihrer Vegetationsorgane für meinen Zweck besonders geeignet erschien. Wenn ich auf nachstehenden Blättern aus den bezüglichen Studien eine Reihe von Mittheilungen mache, so geschieht es in der Hoffnung, dass dieselben den Botanikern nicht unwillkommen sein werden, trotzdem es mir fern lag, nach unbekannten Thatsachen zu suchen. Ich bin aber der Ueberzeugung, dass der ungeheuren Menge von beschriebenen Pflanzenformen gegenüber heute zusammenfassende Betrachtungen besonders am Platze sind, und ich rechne auf einigen Beifall, wenn von den zwei Darstellungsmitteln, die wir besitzen, dem Wort und dem Bild, ich das erstere einzuschränken, das letztere in den Vordergrund treten zu lassen mich bemühte. Denn wo es sich um körperliche Verhältnisse handelt, verdient die Abbildung vor der Beschreibung meistens den Vorzug. Wenn sie gelang, ist die Abbildung wirksamer, sie ist kurz und klar; Kürze und Klarheit aber scheinen mir das Haupterforderniss für jede Darstellung zu sein.

In den Herbarien und den zugehörigen Beschreibungen der floristischen Werke liegt ein gewaltiges Actenmaterial aufgespeichert, das täglich anwächst und den Botaniker unter seinen Stössen zu begraben droht. Es ist kein Wunder, wenn den Physiologen ein Grauen davor erfasst, und er diesem Ocean von Gestalten den Rücken wendet, um an einigen Kulturpflanzen seine Versuche

anzustellen, unbekümmert um die Masse der Gewächse, die den Erdball überziehen. Dennoch bildet auch die Vielheit und Mannigfaltigkeit der Pflanzen ein physiologisches Problem, welches das Nachdenken nicht weniger herausfordert, als der Heliotropismus oder die Assimilation. Ist das Gesetz der Mannigfaltigkeit auch dem directen Experimente wenig zugänglich, so hat der ordnende Geist hervorragender Naturforscher doch in verschiedener Beziehung die Fülle der Erscheinungen unserem Verständnisse näher gebracht oder eine Erklärung derselben wenigstens angebahnt; und sind wir hinsichtlich der Assimilation und des Heliotropismus, über die wir doch experimentiren, etwa weiter gekommen? —

In Bezug auf die Flechten bin ich zu der Ueberzeugung gelangt, dass dieselben polyphyletisch entstanden sind, dass sie aber eine natürliche Pflanzengruppe ausmachen, in welcher Fadenpilze mit Algen ein Consortium bildeten, das aus krustigen Anfängen sich zu plattenförmigen oder binsenförmigen Assimilationskörpern fortentwickelt hat, die in ihrer Anpassung an eine bestimmte physiologische Aufgabe einen entsprechenden Charakter zur Schau tragen. Dem gegenüber ging ich von der Voraussetzung aus, dass die Leguminosen eine Pflanzengruppe monophyletischen Ursprungs seien, die sich durch Spaltung und Divergenz der Charaktere aus einer Urform zu den 7000 jetzt lebenden Arten fortentwickelt habe. Allein je länger ich mich mit diesen Pflanzen beschäftigte, um so ungewisser wurde mir ihr monophyletischer Ursprung; ja, ich glaube, wenn jemand ihren polyphyletischen Ursprung behaupten wollte, so würde diese Behauptung nicht leicht zu widerlegen sein.

Leider sind wir für die Discussion dieser Frage allein auf die [redacted]

Ordnung erfolgt ist zu einer Zeit, wo die Configuration von Land und Meer auf der Erde eine andere war als jetzt, und den phylogenetischen Process, welcher zur Entstehung der Gattungen führte, werden wir wohl in die älteste Tertiärzeit oder die vorausgehende Erdperiode verlegen müssen. Im jüngsten Tertiär dürften die Gattungen bereits dagewesen sein, wie wir sie jetzt kennen.

Allgemein ist die Annahme, dass die Leguminosen mit den Rosaceen und den Connaraceen am nächsten verwandt sind; dass man sie aber von einem Rosaceen- oder Connaraceen-Typus abzuleiten vermöchte, erscheint unwahrscheinlich. Viel einleuchtender ist, dass die drei Typen einen verwandten Ursprung gehabt haben, doch sind die Voreltern der Leguminosen uns völlig unbekannt. Ich halte es für sehr möglich, dass die Leguminosen, wie wir sie jetzt definiren, sich aus mehreren verschiedenen Pflanzen entwickelten, die unter sich wohl verwandt waren, die wir aber von den Leguminosen nach deren Begriffsbestimmung würden ausschliessen müssen; das wäre ein polyphyletischer Ursprung der Gruppe. Als sicher möchte ich es ansehen, dass keine andere bekannte Pflanzenfamilie von den Leguminosen abstammt, dass sie, wie auch die Rosaceen, eine Schaar phyletischer Entwickelungsreihen abschliessen.

Was die Systematik der Leguminosen anlangt, so halte ich an der alten Eintheilung in die drei Familien der Papilionaceae, Caesalpiniaceae und Mimosaceae fest. Wenn man neuerdings die Leguminosen eine Familie nennt, die Papilionaceae u. s. w. aber Unterfamilien, weil sich Uebergänge zwischen ihnen finden, so ist das ein Argument, welches mir wenig Gewicht zu haben scheint. Als phylogenetische Stämme wird man die Papilionaceen u. s. w. doch immer ansehen, Mittelformen bringt schon der Gesichtspunkt der Descendenztheorie mit sich; wie viele Familien sind nicht von schwankenden Charakteren begrenzt! Mir scheint es wegen der grossen Zahl der Arten praktischer, die Leguminosen eine Ordnung, nicht eine Familie zu nennen, im Uebrigen würde es sich um einen Wortstreit handeln.

Hinsichtlich der weiteren Gliederung der Leguminosen habe ich mich der Darstellung derselben in Bentham und Hooker's klassischen Genera Plantarum im Wesentlichen angeschlossen; sehr willkommen war mir auch Taubert's durch gute Abbildungen illustrirte Bearbeitung in Engler und Prantl's Natürlichen Pflanzenfamilien. —

Man pflegt zu sagen, bei der Classification seien in erster Linie die morphologischen, erst in zweiter Linie die Anpassungsmerkmale zu berücksichtigen. Es ist das eine Doctrin, mit der sich wenig anfangen lässt; was sind „morphologische" Merkmale? fragt sich zunächst. In der Praxis sehen wir, dass der Systematiker für die Definition seiner Gattungen hauptsächlich Blüthe und Frucht, erst für die Unterscheidung der Arten Stengel und Blatt verwendet. Aber auch Blüthe und Frucht sind Anpassungsorgane, sie sind angepasst der Erhaltung der Art, während Stengel und Blatt der Erhaltung des Individuums dienen. Sind nun z. B. die Unterschiede der Blätter des Apfelbaums und des Birnbaums „morphologische" oder Anpassungsmerkmale? Jedenfalls sollte man erwarten, dass ein Pflanzenorgan um so mannigfaltiger auftritt, je variabler seine Existenzbedingungen sind; darum ist auch der anatomische Bau und die Gestalt der Wurzeln so gleichförmig, und es bedarf ganz besonderer Lebensverhältnisse einer Pflanze, um abweichend gebaute Wurzeln auftreten zu sehen. Diese zeigen dann aber in besonderer Deutlichkeit den Kampf zwischen dem allgemeinen, erblich fixirten Gestaltungstriebe und den äusseren Einwirkungen. —

Wenn man in einer Familie die von den Arten hervorgebrachten Laubblätter der Aehnlichkeit nach in eine Kurve ordnen wollte, so würde sich eine analoge Kurve für die Blumenblätter, die Antheren, die Früchte, die Samen, die Pollenkörner u. s. w. construiren lassen, kurz, man würde so viele Kurven erhalten, als sich unterscheidbare Theile an den Pflanzen finden. Diese Kurven würden theilweise gleichlaufen, theilweise einander schneiden, und

[redacted]

theorie sich die bei der Classification massgebenden Gesichtspunkte umgestaltet haben.

Für die nachstehende Arbeit ist dieser Hinweis nicht gleichgültig. Wenn ich zunächst auch nur im Ueberblick zeigen möchte, welche Um- und Ausgestaltungen der assimilirende Apparat bei den Leguminosen erfährt, so werden wir, der Wucht der Descendenzlehre nachgebend, doch niemals unterlassen zu fragen, wie wir uns die Entstehung dieser oder jener Form phylogenetisch vorzustellen haben. Wir fragen ganz unwillkürlich so, selbst wenn wir es gar nicht beabsichtigen, der genetische Gedanke übt einen Zauber auf uns aus, dem wir uns nicht entziehen können, der unsere Vorstellung von der Pflanzenwelt durchdringt und erfüllt. Darum sind auch meine Untersuchungen von den Gesichtspunkten der Descendenzlehre ausgegangen, und daneben haben sie einem zweiten Gesichtspunkte unserer Zeit Rechnung zu tragen gesucht, der Anschauung, dass unzweckmässige Formen durch die natürliche Züchtung ausgemerzt werden, und nur zweckmässige oder unschädliche Abänderungen der Urformen sich erhalten haben. Wenn ich auch keineswegs glaube, dass wir in der Selection die einzige formausprägende Ursache zu erblicken haben, so halte ich sie doch für einen wesentlichen Factor im Werdeprocesse der Pflanzen, schon darum, weil ihr Wirken aus den Thatsachen gefolgert werden muss.

Zweifelhafter stehe ich einem dritten Gesichtspunkte gegenüber, der Hypothese, dass die Ontogenie ein Spiegelbild der Phylogenie sei. Es war ein Fehler, diese Ausschauung ein Gesetz zu nennen, und zeugt von einer völligen Verkennung dessen, was man unter einem Naturgesetz versteht. Höchstens dürfte man von einer Theorie sprechen, wenn man dem gedachten Satze einen höheren als einen hypothetischen Werth beimessen will. Gewiss tragen wir alle Verlangen nach einem Mittel, das mehr Licht über den genetischen Zusammenhang der Pflanzen verbreiten möchte, wir greifen auch nach einem Strohhalm, wenn er unseren Wunsch zu fördern scheint. Allein wir dürfen nicht vergessen, dass dieser Wunsch seinem Ziele nicht näher kommt, wenn wir ihn auch mit noch so sanguinischen Hoffnungen nähren. Darum können Enttäuschungen nicht ausbleiben. So leistet die Embryologie gewiss herzlich wenig, um die Verwandtschaften innerhalb der Leguminosen festzustellen. Auf der anderen Seite sind die Keimpflanzen der Cupressineen und der phyllodinen Acacien kaum verständlich, wenn wir nicht die Theorie wenigstens in der Einschränkung zulassen, dass mitunter

in der Ontogenie die Gestalten der Stammesgeschichte wiederholt werden und zu deutlichem Ausdruck gelangen. Ist dies in einzelnen Richtungen der Fall, so entsteht die schwierige Aufgabe festzustellen, wie weit die Gültigkeit jenes Satzes reicht und wo er seine Grenze findet. Wenn wir z. B. im Verlaufe der Entwickelung eines Dikotylensprosses sprungweise und meist ohne Mittelglieder Niederblätter, Laubblätter, Hochblätter, Kelchblätter, Blumenblätter, Staubblättar und Fruchtblätter auftreten sehen, so wird uns die Frage nahe gelegt, ob wir uns die Entstehung der Arten in ähnlicher Weise, also sprungartig, zu denken haben. Ich bin dieser Auffassung nicht abgeneigt, und ich habe an anderer Stelle darauf hingewiesen[1]), dass genau betrachtet, jede Variation sprungweise vorschreitet, und dass kleine Sprünge noch keine Continuität der Gestalten bedeuten. Ich hebe dies hervor, um es auszusprechen, dass, wenn ich die Ontogenie zur Erklärung des phylogenetischen Zusammenhanges heranziehe, ich mir des hypothetischen Werthes dieses Verfahrens gar wohl bewusst bin. —

Die drei Gestalten, welche die Assimilationsorgane der Dicotylen annehmen, sind die Plattenform, die Binsenform und die Kugelform; sie sind durch alle möglichen Uebergänge mit einander verknüpft. Sphäroidale Gestalten kommen hauptsächlich bei den Cactaceen vor, sie fehlen den Leguminosen, welche überhaupt fleischiger Assimilationsorgane entbehren. Wir werden es daher nur mit Platten- und Binsenformen zu thun haben, diese werden uns allerdings in ungemeiner Mannigfaltigkeit entgegentreten. Bald werden sie von Blättern gebildet, bald vom Stengel, bald von einer Combination beider. Dann kommt neben der Gestalt auch die Grösse der [redacted]

in der Mannigfaltigkeit der Gestalten ein gewaltiger Rest, den wir nicht auf handgreifliche Zweckmässigkeit zurückführen können, und es ist darum keineswegs zu behaupten, dass diese sogenannten „rein“ morphologischen Abwandlungen unser Interesse in geringerem Maasse verdienten als diejenigen, in welchen die Anpassung mit grösserer Deutlichkeit hervortritt.

Wenn wir berücksichtigen, dass der Kampf ums Dasein der Pflanzen gegen krautfressende Thiere ein besonders erbitterter ist, Stacheln und Giftstoffe aber als durch Selection entstandene Defensivwaffen der Pflanzen angesehen werden, so könnte man versucht sein, zu fragen, warum nicht alle Pflanzen diesen Schutz erworben haben, warum nicht alle Ungeschützten durch die Bewehrten verdrängt wurden. Meines Wissens ist dies Argument von den heute so zahlreichen Gegnern der Selectionslehre noch nicht verwerthet worden. Ich glaube aber nicht, dass dasselbe geeignet ist, uns an der Wirksamkeit der Selection irre werden zu lassen. Es scheint, dass an Orten, wo ein üppiger Pflanzenwuchs gedeiht, die Production der Samen trotz der Pflanzenfresser ausreicht, den Bestand der Arten zu sichern; und an Stellen, wo die Vegetation ihrer Dürftigkeit wegen durch Vierfüsser in ihrem Bestande gefährdet sein könnte, sehen wir in der That wenigstens die Ausbildung von Dornen und Stacheln zur Regel werden, so an den Gewächsen der Wüsten und Steppen.

Ich habe mir die Aufgabe gestellt, in der vergleichenden Uebersicht der Assimilationsorgane der Leguminosen einmal die vorhandene Mannigfaltigkeit zu beleuchten, dann aber die in den zahlreichen Einzelformen steckenden Grundtypen hervorzuheben. Das eine Extrem bildet die in's Breite gedehnte Platte, das andere die Binsenform, und beide können für sich variiren — ohne Annäherung — oder sie können sich einander nähern und ineinander übergehen. Es sind Extreme, welche die Assimilationsorgane bei den Pflanzen im Allgemeinen darbieten; als Beispiele aus einem engeren Verwandtschaftskreise seien nur *Marsilia* und *Pilularia*, *Delesseria* und *Ceramium* genannt. In den Vegetationsorganen gravitirt stärker als in den Blüthen alles zu einigen wenigen Gleichgewichtsformen hin, die sich in mancherlei Abstufungen wiederholen. Vielfach wiederholt es sich schon bei den Dikotylen, dass die Aufgabe der Assimilation, für welche die Blattspreite das specifische Organ ist, auf den Blattstiel oder gar den Stengel übertragen wird, und häufig genug sind Beispiele dafür beschrieben worden. Es fehlt aber an

einer Untersuchung darüber, wie sich im Umfange einer einzigen grösseren Familie oder Ordnung die Typen der Assimilationsorgane zu einander verhalten, und für eine solche Studie schienen mir die Leguminosen besonders geeignet, weil wenigstens einige ihrer Tribus eine ungemein mannigfaltige Ausprägung des assimilirenden Apparates aufweisen. Oft sind hierbei Anpassungen an äussere Verhältnisse nachweisbar, vielfach sind sie es nicht. Dankbar für den Verfolg von Anpassungserscheinungen sind besonders diejenigen Arten, welche in einem sonnigen Klima und an trockenen Standorten wachsen, weil diese nur bestehen konnten unter dem Schutze mannigfacher Einrichtungen, die dem Austrocknen Widerstand leisten. Darum haben sich auch bereits so viele Beobachter mit den xerophilen Pflanzen der verschiedensten Familien beschäftigt.

Aber wenn die Veränderlichkeit zur Erzeugung charakteristischer Formen führt, deren Anpassung an ein ausdörrendes Klima unverkennbar ist, so können diese Formen wieder in der grössten Mannigfaltigkeit auftreten. Die phyllodinen Acacien Neuhollands werden seit den Bemerkungen R. Brown's über dieselben allgemein als eine Anpassung an das Klima des Landes betrachtet, und doch giebt es Hunderte von Arten derselben, und wir werden Gelegenheit haben zu sehen, welche Verschiedenheiten der zugleich assimilirende und transpirirende Apparat dieser Gewächse annehmen kann. Und wenn wir finden, dass nicht nur bei verschiedenen Tribus der Leguminosen, sondern auch in vielen anderen Familien die Xerophilie immer in bestimmten Grundformen wiederkehrt, so treten in dieser Thatsache interessante Wechselbeziehungen zwischen dem inneren morphologischen Gleichgewicht der Pflanze und den [redacted]



Assimilationsorgane bereits vorliegen, wird auch mancher Leguminosen gedacht, allein immer in geringerem Umfange. Ich gebe nachstehend ein Verzeichniss der wichtigeren, hierher gehörigen Abhandlungen uud werde einzelner Angaben derselben, sofern es erforderlich scheint, bei den besprochenen Arten gedenken. Ich nenne folgende Arbeiten, ohne dass mein Verzeichniss auf Lückenlosigkeit Anspruch machen will.

Areschoug, Der Einfluss des Klimas auf die innere Organisation der Pflanzen. Engl. Jahrb. II. 1882.

Coester, Ueber die anatomischen Charactere der Mimoseen. Erlanger Dissertation 1894.

Diels, Vegetations-Biologie von Neuseeland. Engl. Jahrb., Bd. 22, 1896.

Goebel, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Bot. Zeit., 1880.

—, Ueber die Jugendzustände der Pflanzen. Flora, Bd. 72, 1889.

—, Pflanzenbiologische Schilderungen. Marburg 1889 ff.

Haberlandt, Ueber das Assimilations-System. Ber. d. d. Bot. Ges., 1886.

Heinricher, Ueber isolateralen Blattbau mit besonderer Berücksichtigung der europäischen, speciell der deutschen Flora. Pringsh. Jahrb. Bd. XV, 1884.

Hildebrandt, Ueber die Jugendzustände solcher Pflanzen, welche im Alter vom vegetativen Charakter ihrer Verwandten abweichen. Flora 1875.

Johow, Ueber die Beziehungen einiger Eigenschaften der Laubblätter zu den Standortsverhältnissen. Pringsh. Jahrb. Bd. XV, 1884.

Kaufholz, Beiträge zur Morphologie der Keimpflanzen. Rostocker Dissertation 1888. (Mir nur ohne Tafeln bekannt.)

Lubbock, A contribution to our knowledge of Seedlings. London 1892.

Pick, Beiträge zur Kenntniss les Gewebes armlaubiger Pflanzen. Bonner Diss. 1881.

Ross, Beiträge zur Kenntniss des Assimilationsgewebes und der Korkentwickelung armlaubiger Pflanzen. Freiburger Diss., 1887.

Schäffer, Ueber die Verwendbarkeit des Laubblattes der heute lebenden Pflanzen zu phylogenetischen Untersuchungen. Hamburg, 1895.

Schube, Beiträge zur Kenntniss der Anatomie blattarmer Pflanzen, mit besonderer Berücksichtigung der Genisteen. Breslauer Diss., 1885.

Tschirch, Ueber einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort, mit specieller Berücksichtigung des Spaltöffnungsapparats. Linnaea 1881.

Volkens, Beziehungen zwischen Standort und anatomischem Bau der Vegetationsorgane. Berlin, 1884.

Den weitaus grössten Theil des für meine Untersuchungen erforderlichen Materials lieferte das Kieler Universitätsherbar. Einzelne Arten erhielt ich von auswärts zur Ansicht, und bin ich den Directionen der botanischen Museen in Berlin, Kew, Paris, St. Petersburg und Wien dafür zu Dank verpflichtet. Ganz besonderen Dank schulde ich aber der liebenswürdigen Munificenz unseres uns leider zu früh durch den Tod entrissenen Landsmannes, des Baron

Ferd. von Müller zu Melbourne, der dem botanischen Institut in Kiel eine reichhaltige Sammlung neuholländischer Leguminosen zum Geschenk gemacht hat.

Endlich habe ich zu danken Herrn Cand. Detert, der meine Arbeit durch Herstellung von Blattquerschnitten förderte, sowie Herrn Maler Fürst, der mit Hingebung sich die Herstellung der Zeichnungen angelegen sein liess.

II. Podalyrieen.

Da wir wohl annehmen dürfen, dass die Leguminosen sich aus anderen Dikotylen entwickelt haben, deren Staubfäden nicht verwachsen waren, so werden muthmasslich diejenigen Papilionaceen als die conservativsten Typen zu betrachten sein, welche freie Staubfäden besitzen: es sind dies die Tribus der Podalyrieen und der Sophoreen. Vielleicht sind die Swartzieen ältere Formen, allein sie nähern sich sehr den Caesalpiniaceen, so dass sie von Taubert zu diesen gerechnet werden, was hier nur beiläufig erwähnt sein mag.

Bentham und Hooker stellen die Podalyrieen an den Anfang der Papilionaceen, die Sophoreen an das Ende derselben, unmittelbar neben die Swartzieen. Taubert stellt Podalyrieen und Sophoreen dicht nebeneinander, erkennt aber an (l. c., p. 185), dass manche Sophoreengattungen Uebergänge zu den Caesalpiniaceen darbieten. Die lineare Anordnung der Handbücher kommt leicht zu solchen Divergenzen, die bei graphischer Zusammenstellung nach Art eines Stammbaums sich würden vermeiden lassen; denn ausser den freien Staubfäden haben beide Tribus wenig miteinander gemein. Für uns ist die Verwandtschaft der Tribus untereinander ein Moment von geringerer Bedeutung; daher will ich mit der Besprechung der Podalyrieen beginnen, weil in dieser interessanten Gruppe die meisten Abweichungen der Assimilationsorgane bereits hervortreten, welche bei den Leguminosen überhaupt vorkommen. —

Die systematische Gliederung der Podalyrieen geht mit der geographischen Verbreitung Hand in Hand. Sie scheiden sich in die Formen der nördlichen Hemisphäre mit zarten, krautartigen und in die der südlichen Erdhälfte mit typisch lederartigen Blättern. Es liegt nahe, die ersteren als die ursprünglichen, die letzteren als die abgeleiteten, jüngeren zu betrachten.

Der erste Typus wird repräsentirt durch die Gattungen *Anagyris*, *Thermopsis*, *Baptisia* und *Pickeringia*. Die erste findet sich

im Mittelmeergebiet, Thermopsis in Ostasien und Nordamerika, die beiden letzteren sind nordamerikanisch. Die Verbreitung der ganzen Gruppe lässt auf ein beträchtliches Alter schliessen; die Gattungen müssen entstanden sein in einer geologischen Epoche, in welcher die Configuration von Land und Meer eine von der gegenwärtigen völlig verschiedene war. Alle zu dieser Gruppe gehörigen Arten assimiliren mit ihren ansehnlichen, typisch dreizähligen, seltener einfachen Laubblättern, neben denen der Stengel als Assimilationsorgan nicht in Betracht kommt; meistens sind grosse Nebenblätter vorhanden. In Fig. 1 ist ein Blatt von **Thermopsis** *fabacea* gezeichnet; es gliedert sich in eine dreizählige Spreite, einen ziemlich langen Blattstiel und zwei Nebenblätter, die ein nicht unerhebliches assimilirendes Areal repräsentiren. Anatomisch sind die Spreiten der Hauptblätter und die der Nebenblätter ganz ähnlich gebaut. Die Aussenwände der Epidermis sind wenig verdickt, die Oberseite wird von mehreren Lagen kurzer Palissadenzellen, die Unterseite von Schwammparenchym eingenommen. Ein besonderer Schutz gegen Austrocknung ist nicht vorhanden.



Fig. 1. Blatt von *Thermopsis fabacea*[1]).



Fig. 2. *Cyclopia genistoides.*

Die Podalyrieen der südlichen Erdhälfte scheiden sich wieder in die kleinere Gruppe der Capflora und die zahlreichen australischen Gattungen. Am Cap finden sich die beiden endemischen Genera *Cyclopia* und *Podalyria.* In Fig. 2 ist ein Zweigstück mit einigen der dreizähligen, sitzenden Blätter von **Cyclopia** *genistoides* dargestellt. Die Blätter anderer Arten werden noch schmaler, fichten-

1) Sämmtliche Abbildungen sind in natürlicher Grösse gezeichnet.

nadelartig und richten sich mehr weniger auf, wodurch der Strauch einen besenartigen Habitus erhält und darin mit so vielen der für die Capflora charakteristischen Pflanzenformen übereinstimmt.

Bei *C. genistoides* tritt die Mittelrippe des Blattes auf der Unterseite hervor, während ihr auf der Oberseite eine leichte, rinnenförmige Vertiefung entspricht. So kommt es, dass das Blatt auf der Oberseite eine, auf der Unterseite zwei flache Rinnen zeigt, letztere zwischen der Mittelrippe und den beiden Rändern. Die Epidermis ist auf der ganzen Oberseite grosszellig; die Aussenwände sind mässig stark verdickt und tragen viele kleine Cuticularbuckeln. Den gleichen Bau besitzt die Epidermis unterhalb der Mittelrippe, während sie in den Rinnen der Unterseite beträchtlich kleinzelliger ist und hier die Aussenwände kaum verdickt sind. Ausschliesslich in diesen Rinnen der Unterseite finden sich die Spaltöffnungen, die Schliesszellen sind klein und eingesenkt. Die obere Blattseite wird von Palissaden, die untere von Schwammparenchym eingenommen. Die Gefässbündel sind von Scheiden grosser, farbloser, dünnwandiger Zellen eingeschlossen, unter dem Gefässbündel der Mittelrippe finden sich einige stark verdickte Bastfasern. Im Vergleich zu *Thermopsis* tritt somit eine Anpassung an Trockenheit hervor, sowohl in dem Wasserreichthum der Epidermis der Oberseite wie in der Stellung der Spaltöffnungen, besonders aber in der Grösse und Gestalt der Blätter.

Die Arten des Genus **Podalyria** besitzen einfache, lederartige, meist seidenhaarige Blätter. Gewöhnlich sind dieselben breit-oval wie bei *P. styraciflua* (Fig. 3, *1*). Bei *P. speciosa* zeigt sich ein interessanter Dimorphismus; die unteren Blätter der Zweige [redacted]



Wenn, was nicht unwahrscheinlich ist, die ersten Podalyrieen im südlichen Asien entstanden sind, so stellen die Formen der Capflora eine alte Einwanderung dar, eine Colonie, die sich nur zu einer geringen Zahl eigenartiger Gestalten entwickelte. In der Ausbildung der assimilirenden Blätter tritt der klimatische Einfluss unverkennbar hervor. Eine zweite Einwanderung fand in Australien statt, hier aber brachte dieser Zweig der Leguminosen eine ausserordentliche Mannigfaltigkeit interessanter Formen hervor. Dass dabei das australische Klima in bestimmender Weise mitgewirkt hat, ist nach Analogie mit zahlreichen anderen Pflanzengruppen nicht zu bezweifeln. Wir haben diesen Einfluss aber gewiss nicht ausschliesslich in einer Anpassung an Sonnenschein u. Trockenheit der Luft zu erblicken; käme nur dies Moment in Betracht, so wäre nicht einzusehen, warum die Zahl der Gattungen und Arten soviel grösser und mannigfaltiger wurde als am Cap. Es muss in Australien das morphologische Gleichgewicht der einwandernden Urformen sich in einer Weise gelockert haben, dass die Phylembryonen der jetzt lebenden Arten eine ausserordentliche Steigerung ihrer Neigung zum Variiren erfuhren, und dass die Variationen gerade des assimilirenden Apparates ungemein grosse Amplituden annahmen.

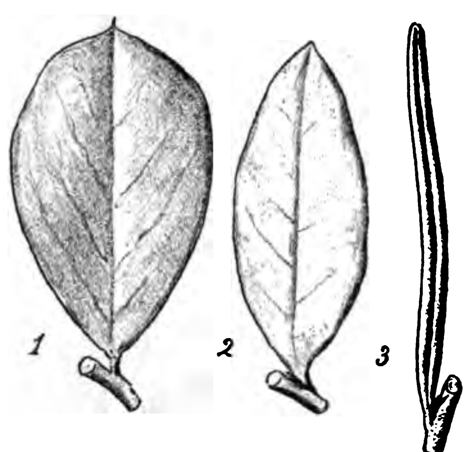


Fig. 3. *1 Podalyria styraciflua; 2, 3 P. speciosa.*

Die Unterscheidung der Gattungen stützt sich hauptsächlich auf Merkmale der Blüthe und Frucht, und nur in zweiter Linie werden die Vegetationsorgane berücksichtigt. Indem ich in dieser Hinsicht auf die Genera Plantarum sowie auf Bentham und Müller's ausgezeichnete Flora Australiensis, vol. II[1]) als Quellenschrift ein für allemal verweise, werde ich die wichtigeren Gattungen der Reihe nach, d. h. wie sie in diesen systematischen Werken aufgeführt werden, mit Bezug auf ihre Assimilationsorgane besprechen; allerdings gestattet der Raum nur, einzelne Arten als

1) London, 1864.

Beispiele herauszugreifen, manche interessante Formen mussten übergangen werden. Gleich von vorne herein mache ich aufmerksam auf die zahlreichen Analogien und Wiederholungen, welche sich bei Vergleich der einzelnen Gattungscyklen ergeben.

Brachysema. Ein Theil der Arten besitzt einfache, aber ansehnliche, lederartige Laubblätter, wie *Br. lanceolatum* und *praemorsum* in Fig. 4, *1*, *2*. Einer anderen Reihe fehlen solche Blätter, an ihrer Stelle finden sich nur farblose Schüppchen, die Assimilation wird durch die Stengelinternodien besorgt. Diese entwickeln bei *Br. oxylobioides* (Fig. 4, *3*) längs den Internodien

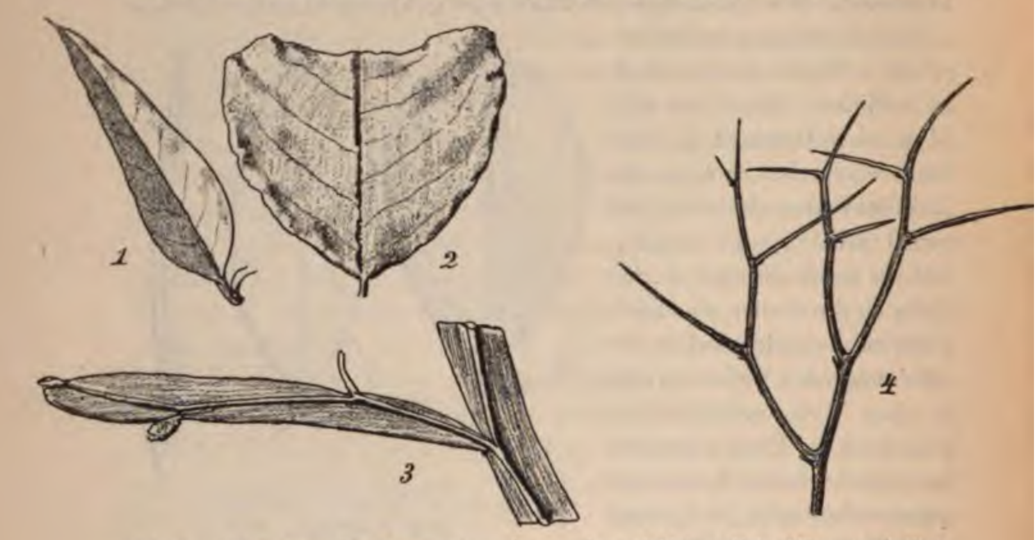


Fig. 4. *1* Blatt von *Brachysema lanceolatum* mit zwei kleinen Nebenblättern; *2* Blatt von *Br. praemorsum*; *3* Stück eines verzweigten Sprosses von *Br. oxylobioides*; *4 Br. Chambersii.*

flache, lederartige Flügel, welche, einander gegenüberstehend, dem Spross das Aussehen eines linealen, von einer stark hervortretenden Mittelrippe durchzogenen Blattes geben. In diesem flachen, von feinen gabeltheiligen Nerven der Länge nach durchzogenen Gewebekörper läuft der zur Mittelrippe gewordene eigentliche Stengel zickzackförmig hin und her. Wo derselbe mit einem Knie an den Rand des Bandes stösst, befindet sich ein ganz unscheinbares Blattrudiment, von einem Haarbüschel bedeckt, und in der Achsel dieses Blattrudiments steht eine Seitenachse, die entweder wieder geflügelt und Assimilationsorgan ist, oder ein flügelloser Blüthenstiel. Der Seitenast in unserer Figur trägt oben einen Blüthenstiel, unten eine

Knospe, deren Stiel sich noch nicht gestreckt hat, und an der Spitze eine noch jüngere Blüthenknospe. *Br. Chambersii* (Fig. 4, *4*) bildet ein reich verzweigtes System binsenförmiger, pfriemlich zugespitzter Assimilationssprosse mit schuppenförmigen Blattrudimenten aus.

Brachysema lanceolatum besitzt auf der Oberseite des Blattes ansehnliche Epidermiszellen mit verdickten Aussenwänden und grossen Cuticularbuckeln darauf, die vielleicht als Reflectoren von Nutzen sind; die Epidermiszellen der Unterseite sind etwas kleiner, die Aussenwände gleichfalls verdickt und gebuckelt, die Spaltöffnungen liegen ziemlich im Niveau der übrigen Zellen. Der innere Bau ist bifacial. — Die Structur der Blätter von *Br. praemorsum* ist ganz ähnlich, nur ist die Epidermis kleinzelliger. Hier tragen besonders die Zellen der Unterseite Cuticularpapillen, was der Deutung als Reflectoren weniger günstig ist. — Die Flügelleisten des Stengels von *Br. oxylobioides* sind isolateral gebaut, sie besitzen in den Nerven, besonders an der scharfen Kante, starke Bastgurtungen. Die Epidermiszellen sind mittelgross, die Aussenwände mässig stark verdickt, die Spaltöffnungen stehen natürlich nur zwischen den Nerven, sind aber kaum eingesenkt. Darunter liegt ein kurzzelliges Assimilationsparenchym, die Mitttelschicht der Flügel wird von ziemlich grossen, farblosen Zellen eingenommen. — Der Querschnitt eines Zweiges von *Br. Chambersi* ist nahezu kreisrund. Die Aussenwände der Epidermis sind stark verdickt, ein Theil der Zellen trägt Haare, die Spaltöffnungen sind wenig eingesenkt. Unter der Epidermis, von ihr durch eine Schicht dünnwandiger, farbloser Zellen getrennt, liegen etwa 14 von den Gefässbündeln unabhängige Faserbündel mit sehr stark verdickten Fasern. Mit diesen Stereomen alterniren ebenso viele Gruppen von Palissadenzellen. Weiter nach innen folgt eine Zone grosszelligen Parenchyms, dann der Gefässbündelring, wiederum mit Gruppen von Sklerenchymfasern, endlich derbwandiges Mark.

Oxylobium. Die bald im Wirtel, bald zerstreut stehenden Blätter sind von sehr verschiedener Gestalt und Grösse, eine Auswahl der zahlreichen Species ist in Fig. 5 dargestellt. Die Mannigfaltigkeit der Habitusformen giebt sich darin zu erkennen, man wird an manche andere Pflanzen durch sie erinnert, so durch *O. Callistachys (1)* an *Pittosporum,* durch *O. capitatum* (*2*) an *Olea,* durch *O. trilobatum* (*3*) an *Ilex,* durch *O. cordifolium* (*5*) an *Thymus Serpyllum,* durch *O. Pulteneae* (*6*) an *Empetrum.*

Die Textur aller dieser Blätter ist lederartig, der anatomische Bau bifacial. Bei *O. Callistachys* ist die Epidermis beiderseits sehr stark gebuckelt; in den Rippen findet sich eine beträchtliche Sklerenchymentwickelung, so auch bei den anderen Arten. Bei *O. capitatum* ist die Epidermis der Oberseite grosszelliger, die Aussenwände eind stark verdickt, mässig gebuckelt, die Zellen der Unterseite tragen grosse Cuticularpapillen. *O. trilobum* ist der vorigen ähnlich, während bei *O. staurophyllum* die Epidermis nur unter den Rippen Papillen trägt, bei *O. cordifolium* die ganze untere Epidermis gebuckelt erscheint. Bei *O. Pulteneae* zeigt das Blatt unterseits eine leichte, durch die Mittelrippe geschiedene Doppelrinne.

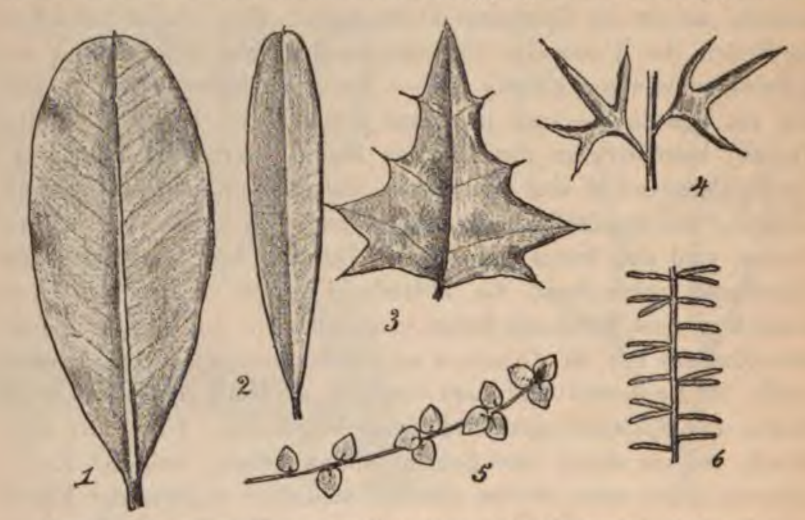


Fig. 5. Blätter und Sprosse von *Oxylobium*. *1 O. Callistachys; 2 O. capitatum; 3 O. trilobum; 4 O. staurophyllum; 5 O. cordifolium; 6 O. Pulteneae.*

Die Epidermis der Oberseite ist grosszellig mit stark verdickten Aussenwänden, kaum gebuckelt, die der Rinnen kleinzellig, gebuckelt.

Chorizema. Beblättert, die Blätter zeigen sehr verschiedene Ausprägung und stellen im Allgemeinen Parallelformen zu denen von *Oxylobium* dar; in Fig. 6 wurden vier Arten gezeichnet, deren letzte, *Ch. Henchmanni,* stachelspitzigen Fichtennadeln gleichen. Sie stehen an den ruthenförmigen Zweigen des Strauches zu rosettenförmigen Kurztrieben vereinigt wie die Nadeln von *Larix,* der Blattrand ist eingerollt. Anatomisch sind die beiden ersten Arten bifacial gebaut, die Epidermis der Oberseite ist grosszelliger. Bei *Ch. Dicksonii* besitzen die aufgerichteten Blätter eine sehr grosszellige Epidermis

mit stark verdickten Aussenwänden, deren Zellen wohl als Feuchtigkeitsspeicher in Betracht kommen. Die Epidermiszellen der Unterseite sind kleiner, mit einzelnen grösseren dazwischen. Unter beiden Epidermen liegen Palissaden, während die Mittelschicht des Blattes von Schwammgewebe eingenommen ist. Bei *Ch. Henchmanni* zeigt die Unterseite zwei Rinnen, dazwischen die sehr breite Mittelrippe; Epidermis oberseits und unter der Rippe grosszellig, die Aussenwände sehr stark verdickt, in den Rinnen kleinzelliger, mit fast haarartig verlängerten Cuticularpapillen; dazwischen die Stomata. Das Mesophyll ist bifacial, oben Palissaden, unten Schwammgewebe.

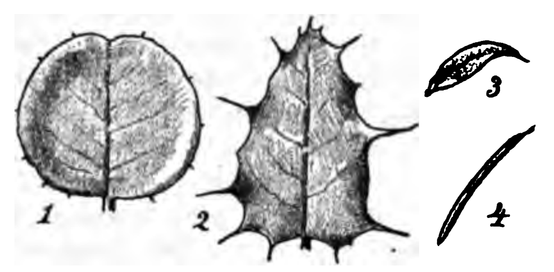


Fig. 6. Blätter von *Chorizema*. *1 Ch. rotundifolium; 2 Ch. ilicifolium; 3 Ch. Dicksonii; 4 Ch. Henchmanni.*

Mirbelia. Die Blattformen dieses Genus wiederholen die der beiden vorigen, man vergleiche die in Fig. 7 dargestellten Arten,

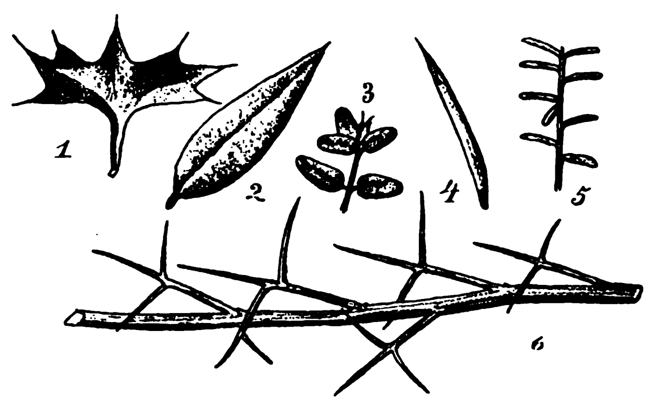


Fig. 7. Blätter und Sprosse von *Mirbelia*. *1 M. dilatata; 2 M. grandiflora; 3 M. ovata; 4 M. pungens; 5 M. spinosa; 6 M. daviesioides.*

von denen *3*, *4* und *5* wiederum an *Thymus serpyllum*, an *Picea* und an *Empetrum* erinnern. Fig. 7, *5* ist die Spitze eines beblätterten Langtriebes von *M. spinosa;* in den Blattachseln entwickeln sich Kurztriebe, die in eine Dornpitze auslaufen (nicht dargestellt). —

Sehr abweichend ist *M daviesioides*, ein blattloser Strauch mit assimilirenden Internodien und dornigen, verzweigten Kurztrieben, die in den Achseln kleiner Schuppen stehen (Fig. 7, *6*).

Die Blätter dieser Arten sind sämmtlich bifacial, insbesondere besteht das Mesophyll oberseits aus Palissaden, unterseits aus Schwammgewebe. Starke Bündel von Sklerenchymfasern in den Rippen. Bei *M. pungens* und *spinosa* unterwärts Doppelrinnen, in denen die Stomata liegen; bei ersterer die Epidermiszellen der Rinnen mit grossen Papillen (so auch auf der Unterseite von *M. grandiflora)*, bei letzterer nur mit kleinen Buckeln und wenig verdickten Aussenwänden. — Die dornigen Phyllocladien von *M. daviesioides* zeigen im Querschnitt einen 6—7strahligen Stern mit seichten Rinnen und Sklerenchym in den Ecken. Die Epidermis ist gleichförmig mit stark verdickten Aussenwänden, darunter in den Rinnen mehrere Lagen von Palissaden, im Innern farbloses Gewebe. Spaltöffnungen nur in den Rinnen.

Gompholobium. Die Abwandlung der Blätter bei den Arten dieser Gattung bewegt sich in einer etwas anderen Richtung. Sie sind ungetheilt, dreizählig oder, was bei den Podalyrieen ein seltener Ausnahmefall ist, unpaarig gefiedert. Fig. 8 giebt eine Uebersicht der wichtigeren Formen. *1* ist ein ungetheiltes Blatt von *G. amplexicaule; 2* ein dreizähliges, einem *Cytisus*-Blatt ähnelndes von *G. marginatum; 3* ein dreizähliges Blatt von *G. minus*, die Pflanze gleicht *Empetrum* oder einer *Erica; 4* ist ein dreizähliges Blatt von *G. grandiflorum*, dessen drei Zinken scharf gespitzten *Abies*-Nadeln gleichen. *5a* und *b* sind Blätter von *G. Knightianum;* die unteren sind dreizählig, die oberen gefiedert, zwischen den abge-



[redacted]

Epidermis der Oberseite stark verdickt und gebuckelt, die der Unterseite weniger dick und kleinzelliger. Im Schwammparenchym sind die subepidermalen Zellen mehr abgerundet und dichter gelagert. *G. marginatum* verhält sich ganz ähnlich. — Der Blattzipfel von *G. minus* bildet eine einfache Rinne, die nicht durch eine vortretende Mittelrippe getheilt wird. Starke Sklerenchymsicheln zu beiden Seiten der Gefässbündel bedingen die Starrheit des Blattes.

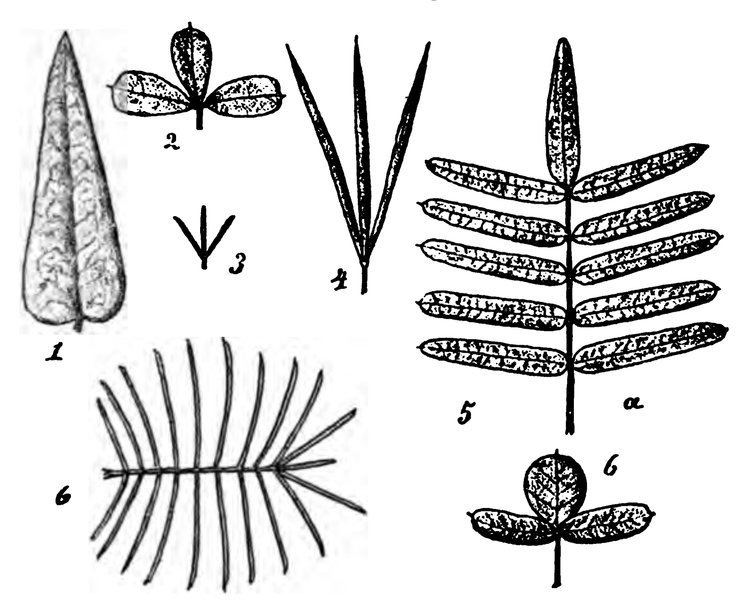


Fig. 8. Blätter von *Gompholobium*. *1 G. amplexicaule*; *2 G. marginatum*; *3 G. minus*; *4 G. grandiflorum*; *5a* ein oberes, *5b* ein unteres Blatt von *G. Knightianum*; *6 G. venustum*.

Die Epidermis der Oberseite ist grosszelliger, ihre Wände sind stärker verdickt als die der Unterseite. — Bei *G. grandiflorum* ist das Blatt eine ganz flache Rinne mit kaum hervortretender Mittelrippe. — Bei *G. Knightianum* sind die Aussenwände der Epidermis auf beiden Seiten stark verdickt, unterseits auch gebuckelt. — Die Blattzipfel des *G. venustum* sind denen des *G. minus* ganz ähnlich.

Burtonia. Die Arten bilden Parallelformen zu denen von *Gompholobium*, da sie theils einfache, theils dreizählige, theils gefiederte Blätter besitzen. In Fig. 9 wurde nur die ericoide *B. conferta* mit einfachen Nadelblättern gezeichnet. Die Blättchen der dreizähligen Blätter von *B. scabra* und *B. villosa* sind gleichfalls

nadelartig, so dass die Pflanzen den gleichen Habitus besitzen wie *B. conferta;* die übrigen Arten sind mir unbekannt geblieben.

Die Blätter von *B. conferta* sind einfache Rinnen mit schwacher Andeutung zur Doppelrinne. Im Innern sind sie bifacial, doch ist die subepidermale Schicht des Schwammparenchyms kurzzelliger und dichter, sie dürfte sich also stärker an der Assimilation betheiligen; eine Hinneigung zur Isolateralität, welche der Aufrichtung der Blätter entspricht.



Fig. 9.
Burtonia conferta.

Jacksonia. Das etwa 40 Arten umfassende Genus gehört in morphologischer Hinsicht zu den interessantesten der Tribus. Die Blätter sind allgemein zu sehr kleinen, farblosen Schuppen reducirt, nur *J. foliosa* trägt an der Basis der Sprosse einige gestielte, verkehrteiförmige oder kreisrunde Blätter (Flora Austr. II, p. 56); die mir allein bekannten oberen Theile der Pflanze sind auch blattlos. Die Assimilation wird besorgt durch die verzweigten, in der mannigfaltigsten Weise abändernden Stengel. Bald sind dieselben sammt ihren Aesten binsenförmige oder bandartig flache Langtriebe, bald sind die Zweige zu eigenartigen Kurztrieben oder Phyllocladien entwickelt. Eine Anzahl von Beispielen ist in den Fig. 10 und 11 zur Darstellung gebracht.

J. restioides (Fig. 10, *4*). Etwa fusshohe Staude mit stielrunden, binsenförmigen, assimilirenden Aesten, die in den Achseln kleiner Schuppenblätter stehen. Die Aussenwände der Epidermis stark verdickt, Spaltöffnungen eingesenkt. Unter der Epidermis läuft eine continuirliche Lage von Palissadenparenchym, erst innerhalb derselben liegen Gruppen von Sklerenchymfasern; auch der Holzring enthält stark verdickte Fasern, innerhalb desselben findet sich ein geringes Mark.

J. Sterbergiana (Fig. 10, *3*). Ansehnlicher Strauch mit scharfkantigen Aesten, die grösstentheils stachelspitzige Kurztriebe sind. Der Querschnitt ist ein gewöhnlich fünfstrahliger Stern, die Epidermis aussen sehr stark verdickt; Schliesszellen klein, tief eingesenkt. In den Ecken des Sterns befinden sich Sklerenchymbündel, mit ihnen alternirt Palissadenparenchym, darunter Gefässbündel und Mark.

J. hakeoides (Fig. 11, *6*). Die rundlichen, gestreiften Zweige tragen in den Achseln ganz rudimentärer Blattgebilde dornartige Phyllocladien; zwischen diesen und den Tragblättern entspringen die meist in Büscheln stehenden Blüthen. Unter der sehr stark verdickten Epidermis liegen 8—10 schmale Bastrippen, von jener noch durch eine Lage farbloser Zellen getrennt. Mit den Stereomen alternirt Palissadengewebe, innerhalb desselben folgt farbloses Parenchym, hierauf der Gefässbündelring, endlich Mark.

J. spinosa (Fig. 11, *7*). Zweige kantig, mit dreitheiligen, stachelspitzigen, seltener einfach dornenförmigen Phyllocladien; im Habitus an *Mirbelia daviesioides* erinnernd. Der innere Bau entspricht dem von *J. hakeoides.*

J. sericea (Fig. 10, *2*). Die grösseren Aeste des Strauchs tragen abgeplattete Kurztriebe, an denen kleine dornenförmige Zweige sitzen; man bezeichnet am richtigsten wohl die ganzen Kurztriebe als Phyllocladien. Die Epidermiszellen sind keilförmig, die Aussenwände verdickt; Spaltöffnungen tief eingesenkt. Der Querschnitt zeigt ein unregelmässiges Polygon mit Sklerenchymbündeln in den Ecken, in den flachen Rinnen Palissaden.

J. horrida (Fig. 10, *1*). An den kantigen Hauptachsen stehen verzweigte Kurzsriebe mit flachgedrückten, dornspitzigen Phyllocladien; in den oberen Theilen eines Sprosses verlängern sich diese Kurztriebe, die Phyllocladien werden kleiner nach Art der Hochblätter, zuletzt treten Blüthen an ihre Stelle. Aussenwände der Epidermis sehr stark verdickt, Spaltöffnungen tief eingesenkt, vereinzelte Haare. Besonders in den Rändern und der Mittelrippe der Phyllocladien starke Bastrippen, zwischen diesen Palissaden. Im centralen Theil die Gefässbündel auch mit starken Sklerenchymbündeln auf der Innenseite, dann Mark.

J. furcellata (Fig. 11, *8*). Trägt ähnliche Systeme von Phyllocladien wie *horrida*, nur sind dieselben mehr pfriemenförmig und zarter. Der polygonale Querschnitt zeigt alternirend Bastrippen und in seichten Rinnen liegende Palissaden, die Epidermis hat wenig verdickte Aussenwände und trägt zahlreiche kurze Haare, die kleineren Zellen entspringen; zwischen ihr und den Bastrippen liegt eine Zellschicht mit dunklem Inhalt.

Ich lasse eine kleine Gruppe von vier Arten folgen, deren Phyllocladien flachen Laubblättern ähnlich werden, wie bei *Ruscus*.

J. carduacea (Fig. 11, *1*). Phyllocladien steril, dornig gezähnt, oft zwei- bis dreispaltig, an der Spitze der Zweige dicht um die köpfchenförmig stehenden Blüthen gruppirt. Der Querschnitt zeigt



Fig. 10. Sprosse und Phyllocladien von *Jacksonia*. *1 J. horrida*; *2 J. sericea*; *3 J. Sternbergiana*; *4 J. restioides*; *5*, *6 J. floribunda*.

isolateralen Bau, die Epidermis ist ziemlich kleinzellig mit stark verdickten Aussenwänden. Derbe Bastrippen alterniren mit Palissaden. Die grösseren Gefässbündel besitzen starke Bastgruppen.

J. dilatata (Fig. 11, 2). Phyllocladien lanzettlich, mit kleinen Zähnen am Rande, die morphologisch Blättern entsprechen. Ein Theil der Phyllocladien trägt an der Spitze kurze Blüthenstände. Innerer



Fig. 11. Sprosse und Phyllocladien von *Jacksonia*. *1 J. carduacea*; *2 J. dilatata*; *3 J grevilleoides*; *4 J. alata*; *5 J. pteroclada*; *6 J. hakeoides*; *7 J. spinosa*; *8 J. furcellata*.

Bau isolateral, unter der ganzen Epidermis zieht sich continuirlich kurzzelliges Assimilationsparenchym hin, erst unterhalb desselben liegen die zu den Gefässbündeln gehörigen Bastgruppen. Die paren-

chymatische Mittelschicht ist farblos. Die Epidermis ist grosszellig, die Aussenwände sind wenig verdickt, wie bei *J. furcellata,* sie wölben sich aber stark nach aussen vor, und ein Theil derselben trägt kurze Haare, die auf der einen Seite reichlicher vorhanden sind als auf der andern und kleineren Zellen entspringen.

J. grevilleoides (Fig. 11, *3*), in der Flor. Austr., p. 55 als *J. floribunda* Endl. beschrieben. Phyllocladien mit grossen Zähnen oder vielmehr spitzen Lappen, die Blüthen sitzen einzeln an der Spitze einiger dieser Zähne [1]). Bau isolateral, Aussenwände der Epidermis stark verdickt, Schliesszellen sehr klein, tief eingesenkt; ein Theil der Zellen trägt Haare. Mit Bastrippen alternirt Palissadenparenchym, das mittlere Gewebe ist farblos.

J. floribunda (Fig. 10, *5* u. *6*). Nach Ausweis von Endlicher's Originalexemplar im Wiener Herbarium ist diese Art identisch mit *J. densiflora* Benth., der Name *floribunda* muss als der ältere vorgehen. Die unteren, grösseren Phyllocladien sind am Rande regelmässig gezähnt und steril (Fig. 10, *5*), im oberen Theil der Zweige finden sich hier und da kleinere Phyllocladien (Fig. 10, *6*), welche in der Achsel einzelner Zähne des Randes einzeln stehende Blüthen tragen, wie bei der vorigen Art; die überwiegende Mehrzahl der Blüthen bildet aber an den Zweigen endständige Rispen, welche von den Phyllocladien unabhängig sind. Innerer Bau isolateral. Aussenwände der Epidermiszellen stark verdickt, Spaltöffnungen tief eingesenkt; einzelne Zellen mit Haaren. Darunter wechseln mit dünneren Bastrippen breitere Flächen von Palissaden, zwischen den Rippen und der Epidermis eine farblose Zellschicht. In der Mitte farbloses Gewebe.



Achsen. Innerer Bau isolateral. Mittelrippe von zwei starken Bastbündeln eingefasst, von denselben durch ein paar Schichten Grundgewebe getrennt ein Holzring mit kleineren Bastkörpern. In den Flügeln subepidermal Palissadenparenchym, in der Mitte farbloses Parenchym mit kleinen Gefässbündeln. Epidermis kleinzellig, Aussenwände stark verdickt, Stomata tief eingesenkt.

Sphaerolobium. Das Genus besitzt neben einer Mehrzahl blattloser auch einige richtig beblätterte Arten, so die in Fig. 12 unter *3* u. *4* abgebildeten *Sph. nudiflorum* und *Euchilus*. Interessanter ist die andere Gruppe von Species, bei denen die Blätter zu unscheinbaren Schüppchen reducirt sind, während die stielrunden binsenartigen Stengel assimiliren; dahin gehören *Sph. medium, vimineum* und das in Fig. 12, *1* gezeichnete *Sph. grandiflorum*. Von diesen Binsenformen weicht *Sph. alatum* (Fig. 12, *2*) dadurch ab, dass der assimilirende Stengel sich in den oberen Theilen zu flügelartigen Platten erweitert, während diese Flügel an der Basis der Aeste und der Primärachse aufhören. In anatomischer Hinsicht ist Folgendes zu bemerken: Bei *Sph. nudiflorum* sind die aufgerichteten Blätter isolateral gebaut: die Epidermis ist ziemlich grosszellig, ihre Aussenwände wenig verdickt, die kaum eingesenkten Spaltöffnungen finden sich beiderseits. Das beide Blattseiten einnehmende Palissadengewebe ist ziemlich locker, Sklerenchym fehlt. — Bei *Sph. Euchilus* sind die Blätter dagegen bifacial, unterseits mit Doppelrinne. Die Epidermis der Oberseite ist grosszellig, aussen stark verdickt mit kleinen Cuticularbuckeln; darunter folgt eine Lage Palissaden, dann Schwammparenchym. Die Epidermis der Rinnen ist sehr kleinzellig mit ziemlich langen Cuticularborsten, hier allein finden sich die etwas eingesenkten Spaltöffnungen. Unter der Mittelrippe sind die

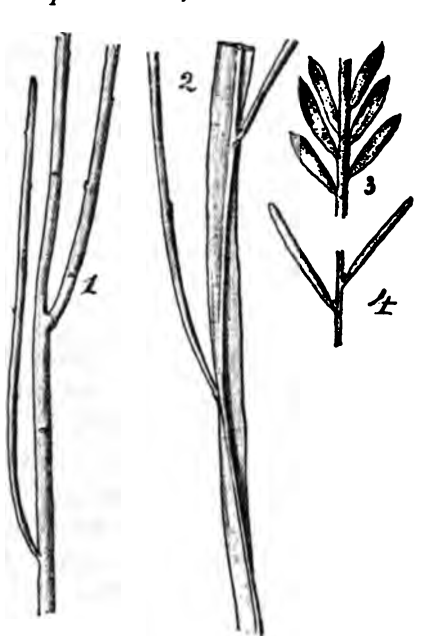


Fig. 12. *Sphaerolobium.*
1 Sph. grandiflorum; 2 Sph. alatum; 3 Sph. nudiflorum; 4 Sph. Euchilus.

Epidermiszellen grösser, doch etwa um die Hälfte kleiner als auf der Oberseite. Das Gefässbündel der Mittelrippe zeigt stark verdickte Bastsicheln. — *Sph. grandiflorum* besitzt einen kreisrunden Querschnitt ohne Rillen. Die Aussenwände der Epidermis sind dick, manche der Zellen gebuckelt, die Spaltöffnungen zerstreut, tief eingesenkt. Das Assimilationsgewebe besteht aus kurzen Palissaden, welche bei schwacher Vergrösserung in der Flächenansicht des Stengels oder auf einem tangentialen Längsschnitt rundliche, grüne Flecke bilden, die durch farbloses Parenchym von einander getrennt sind; das letztere bildet ein zierliches Netzwerk. Unterhalb dieser seltsam unterbrochenen, assimilirenden Schicht liegen isolirte Bastfasergruppen, auf sie folgt der Holzring, endlich das Mark. Wozu das farblose Netzwerk innerhalb des Assimilationsparenchyms dienen mag, ob als Wasserreservoir für die Epidermis, oder zur seitlichen Zuleitung des Lichtes zu den Palissaden, oder zur Aufnahme von Assimilationsproducten, lasse ich dahingestellt. — Bei *Sph. olatum* finden sich in den Rändern des Stengels starke Sklerenchymrippen, sonst dünnere auf beiden Seiten. Epidermis und Assimilationsparenchym wie bei *grandiflorum*, auch hier wird das grüne Gewebe durch ein Netzwerk farbloser Zellen in rundliche Gruppen abgetheilt.

Viminaria. Die einzige Art, *V. denudata*, ist ein Strauch, dessen Zweige mit stielrund-binsenförmigen Blättern locker besetzt sind. (Fig. 13, *1*.) Diese Blätter sind Blattstielen morphologisch gleichwerthig. Das beweisen kultivirte Exemplare, bei welchen diese Binsenblätter gar nicht selten 1—3 ovale, krautartige Blätt- [redacted]



losen Parenchyms, unten zwei Lagen dicht stehender Schwammzellen, die etwas chlorophyllärmer sind als die Palissaden. Sklerenchym fehlt. Im Blattstiel finden sich unter der ebenso beschaffenen Epidermis rings geschlossen 2—3 Lagen Palissaden, darunter ein Kreis von Gefässbündeln mit mässig verdickten Bastfasergruppen, endlich ein grosszelliges Mark. Der Stengel endlich ist wie der Blattstiel gebaut, nur entwickelt sich ein Cambiumring mit secundärem Dickenzuwachs. — Die Phyllodien der Herbariumexemplare unterscheiden sich auf dem Querschnitt dadurch, dass die Epidermiswände etwas stärker verdickt, die Bastfasern stärker verdickt und viel zahlreicher sind.

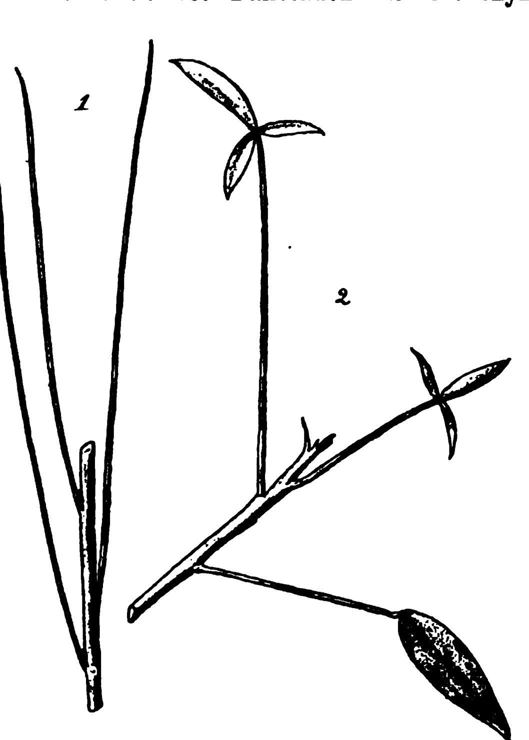


Fig. 13. *Viminaria denudata.*
1 ein Zweigstück mit binsenförmigen Phyllodien von einem wildwachsenden Exemplar; *2* ein solches mit einer einfachen und zwei dreizähligen Spreiten von einer Gewächshauspflanze.

Daviesia. Dies Genus, welches etwa 60 Arten zählt, ist ungemein vielgestaltig, es umfasst Formen mit ausgeprägten und solche mit verkümmerten Blättern, in welchem Falle der Stengel mit seinen Zweigen allein die Assimilation besorgt. Nachstehend eine Auswahl von Beispielen.

D. cordata (Fig. 14, *1*). Blätter gross, horizontal, von bifacialem Bau. Epidermis beiderseits verdickt, etwas gebuckelt; darunter oberseits kurze Palissaden, unterseits ziemlich dichtes Schwammparenchym, dessen Zellen unmittelbar unter der Epidermis kurzen Palissaden ähnlich werden. Grössere Gefässbündel beiderseits mit derben Sklerenchymrippen versehen.

D. corymbosa (Fig. 14, *2*). Blätter lanzettlich, denen einer *Acacia longifolia* nicht unähnlich, aufgerichtet, doch horizontal inserirt, von bifacialem Bau, der sich aber dem isolateralen nähert. An der Oberseite eine Schicht längerer, darunter eine Schicht kurzer Palissaden; unmittelbar unter der Epidermis der Unterseite liegen auch kurze Palissaden, erst die folgenden Schichten nehmen mehr das Aussehen von Schwammparenchym an.

D. rhombifolia (Fig. 14, *3*). Blätter horizontal angeheftet, doch schräg aufrecht stehend, von nahezu isolateralem Bau. Epidermis beiderseits stark verdickt und gebuckelt. Palissaden der Ober- und Unterseite ziemlich gleich. Gefässbündel beiderseits von derben Bastbündeln eingefasst.

D. acicularis (Fig. 14, *4*). Blätter an Tannennadeln erinnernd, aufgerichtet, flach-rinnenförmig, ziemlich isolateral gebaut. Palissaden beiderseits vollkommen entwickelt, doch auf der Unterseite länger als auf der Oberseite. Spaltöffnungen zu beiden Seiten in die stark verdickte Epidermis eingesenkt. Mittelrippe beiderseits aus Sklerenchym gebildet, dazwischen das Gefässbündel; eine starke Sklerenchymrippe auch am Rande.

D. squarrosa (Fig. 14, *5*). Die Zweige mit vielen kleinen Blättern besetzt, welche, obgleich horizontal stehend, doch ziemlich isolateral gebaut sind; die Palissaden sind auf der Unterseite sogar etwas länger als oben.

D. ulicina (Fig. 14, *6*). Die lanzettlichen Blätter stehen locker an den Zweigen, auf deren Oberfläche ein beträchtlicher Theil des assimilirenden Areals entfällt; manche Aeste sind zu dornspitzigen Kurztrieben entwickelt. Der Bau der Blätter entspricht dem von *D. squarrosa*.

[redacted]

Zellschicht, dann continuirliche Palissaden, dann ein Gefässbündelring mit starken Bastfasergruppen aussen und innen, endlich Mark.



Fig. 14. *Daviesia.* *1 D. cordata:* *2 D. corymbosa;* *3 D. rhombifolia;* *4 D. acicularis;* *5 D. squarrosa;* *6 D. ulicina;* *7 D. hakeoides:* *8 D. incrassata,* *a* ein nahezu cylindrisches, *b* u. *c* vertical abgeplattete Blätter.

D. incrassata (Fig. 14, *8*). *a, b, c* Blätter theils pfriemenförmig, theils vertical abgeplattet, einige mit einem Höcker; auch die abgeflachten sind isolateral. Epidermis stark verdickt, gebuckelt, Spaltöffnungen etwas eingesenkt; darunter eine farblose Zellschicht.

Darunter continuirliche Palissaden, unter diesen die Gefässbündel mit derben Bastrippen, im Innern Mark.

D. quadrilatera (Fig. 16, 2). Blätter vertical stehend, scharf gegen den Stengel abgesetzt, von eigenthümlichem Umriss; Phyllodien darf man sie kaum nennen, weil die horizontal stehenden Blätter der anderen *Daviesia*-Arten, wie *D. cordata*, *corymbosa* u. s. w.,



Fig. 15. *Daviesia*. *1 D. polyphylla*; *2 D. flexuosa*; *3 D. pectinata*; *4 D. juncea*; *5 D. alata*.

ungestielt sind. Der Bau ist isolateral, beiderseits finden sich Palissaden, dazwischen eine chlorophylllose Mittelschicht mit Gefässbündeln, die starke Bastgruppen aufweisen. Zwischen den Palissaden und der Epidermis liegt noch eine ziemlich grosszellige, farblose Parenchymschicht. Die Epidermis ist kleinzellig, mässig verdickt und etwas gebuckelt, die Spaltöffnungen sind nicht eingesenkt.

D. polyphylla (Fig. 15, *1*). Blätter vertical, doch nicht herablaufend, isolateral gebaut. Palissaden beiderseits gleichförmig, zwischen ihnen und der Epidermis eine Schicht farbloses Wassergewebe. Die Epidermis stark verdickt, stellenweise gebuckelt. Im Innern Gefässbündel und farbloses Parenchym.

D. flexuosa (Fig. 15, *2*). Blätter vertical, dornartig, herablaufend, die assimilirende Oberfläche des Stengels an Ausdehnung kaum erreichend. Ein Theil der Zweige zu Kurztrieben umgewandelt. Die Epidermis von Blättern wie Internodien ist sehr stark verdickt, überall findet man eine gleichförmige Palissadenschicht darunter. Die Gefässbündel sind mit sehr starken Sklerenchymbündeln ausgerüstet.

D. pectinata (Fig. 15, *3*). Blätter vertical, herablaufend, isolateral. Epidermis sehr stark verdickt, darunter gleichförmige Palissaden, dann Gefässbündel mit starken Bastbelägen, ganz im Innern farbloses Parenchym.

D. trigonophylla (Fig. 16, *3*). Der vorigen ähnlich. Blätter isolateral. Zwischen den beiden Palissadenschichten eine schmale Mittelschicht, deren Zellen anscheinend etwas Chlorophyll enthalten. Epidermis sehr stark verdickt, Spaltöffnungen nicht eingesenkt. Ausser den Bastgruppen der grösseren Gefässbündel finden sich noch zerstreut zwischen den Palissaden, in kleinen Gruppen oder einzeln, Sklerenchymfasern mit sehr engem Lumen.



Fig. 16. *Daviesia. 1 D. recurvifolia; 2 D. quadrilatera; 3 D. trigonophylla.*

Ich beschliesse diese Beispiele mit zwei blattlosen Arten.

D. juncea (Fig. 15, *4*). Die Pflanze besteht aus binsenförmigen, stielrunden, assimilirenden Langtrieben, wie *Sphaerolobium grandiflorum*. Die kleinzellige Epidermis trägt stark verdickte und gebuckelte Aussenwände; darunter liegt ein gewöhnlich zweischichtiger,

continuirlicher Mantel von Palissaden, dann der Gefässbündelring mit starken Bastbündeln, endlich das Mark. Die Blüthenstände stehen in den Achseln unscheinbarer Schuppenblätter.

D. alata (Fig. 15, *5*). Die Pflanze wiederholt im Habitus *Sphaerolobium alatum*, der Stengel ist in seinen oberen Theilen flügelartig verbreitert. In den Achseln der zweizeilig stehenden Schuppenblätter entwickeln sich kleine Blüthenstände. Die Palissaden sind gleichförmig, verlängert; im Innern Schwammparenchym mit Gefässbündeln und Bastfasern. In den Kanten der Flügel finden sich derbe Baststränge. Die Epidermis ist stark verdickt. Auch hier erstreckt sich ein Flügel von einem höher zu einem niedriger stehenden Blatte, während der zur Mittelrippe gewordene Stengel sich zwischen diesen Blättern zickzackförmig hin und her biegt.

Aotus. Die Arten besitzen schlanke Zweige mit kleinen Blättern. In Fig. 17, *1*, *2*, und *3* sind Stücke von *A. cordifolia*, *passerinoides* und *villosa* gezeichnet. Der letzteren ganz ähnlich ist die in Gewächshäusern häufig gezogene *Aotus gracillima*. Bei dieser bildet das nadelförmige Blatt eine tiefe Doppelrinne. Die Epidermis der Oberseite ist grosszellig, aussen wenig verdickt, sie ist kleinzelliger an den Rändern und unter der Mittelrippe, sehr kleinzellig in den



Rinnen, hier die Spaltöffnungen zwischen zahlreichen Haaren und Papillen. Oberseits eine Palissadenlage, darunter Gefässbündel und Schwammparenchym. Sklerenchym fehlt ganz[1]. —

[redacted]

Genus *Phyllota* gleicht den ericoiden *Aotus*, wie *A. villosa* und *gracillima*, so vollständig, dass hier nicht näher darauf eingegangen zu werden braucht.

Gastrolobium. Die zahlreichen Arten dieser Gattung besitzen derbe, lederartige Blätter, die um so dichter stehen, je kleiner sie sind. In Fig. 18 einige Beispiele, dazu folgende Erläuterungen.

1. *G. villosum.* Ausgeprägt bifacial. Epidermis oberseits grosszellig, stellenweise zweischichtig; aussen stark verdickt, mit Cuticularpapillen. Epidermis der Unterseite kleinzellig, mit längeren Papillen und Haaren. Oben lange Palissaden, unten Schwammparenchym; Sklerenchymsicheln zu beiden Seiten der Gefässbündel.

2. *G. Brownii.* Blätter schräg aufrecht. Epidermis der Oberseite grosszellig mit Cuticularbuckeln, die der Unterseite kleinzellig. Palissaden der Oberseite kurz, die unterste Lage des Schwammparenchyms dichter, chlorophyllreich — eine Hinneigung zu isolateralem Bau.

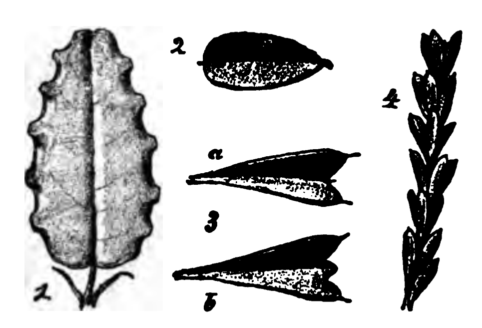


Fig. 18. *Gastrolobium. 1 G. villosum; 2 G. Brownii; 3 tricuspidatum* mit den zwei Blattformen *a* und *b*; *4* G. *parvifolium.*

3. *G. tricuspidatum.* Blätter aufgerichtet, auf der Unterseite mit Vertiefungen zwischen den netzadrig vorspringenden Rippen; oberseits glatt. Epidermis der Oberseite kleinzellig, stark verdickt, gebuckelt, die der Unterseite über den Rippen dickwandig, gebuckelt, in den Gruben dünnwandiger mit langen Cuticularpapillen und tief eingesenkten Spaltöffnungen. Starke Sklerenchymgurtungen. Palissaden auf beiden Seiten des Blattes, oben dichter, unten lockerer gestellt.

4. *G. parvifolium.* Blätter oberseits concav, netzadrig. Epidermis aussen mässig verdickt, oben etwas grosszelliger, als unten. Beiderseits lockeres Palissadenparenchym, so dass die Blätter nahezu isolateral sind.

Pultenaea. Das artenreichste Genus von allen, 76 durchweg blättertragende Arten. Fig. 19. giebt eine Reihe von Beispielen.

P. scabra (Fig. 19, 2, *a*, *b*.) Blätter ungetheilt oder zweilappig, unterseits etwas concav, ausgesprochen bifacial. Epidermis der Oberseite grosszellig, verdickt, etwas gebuckelt. Die der Unterseite kleinzellig, behaart, Spaltöffnungen kaum eingesenkt. Oberseits Palissaden, unterseits Schwammparenchym. Gefässbündel mit wenig Bastfasern.

P. ternata (Fig. 19, *4*). Blätter flach. Epidermis der Oberseite grosszellig, aussen verdickt, leicht gebuckelt; die Zellen der Unterseite ungleich gross, Spaltöffnungen kaum eingesenkt. Oben kurze Palissaden, unten Schwammgewebe. Mittelrippen-Gefässbündel mit zwei ziemlich starken Bastsicheln.

P. rosea (Fig. 19, *3*). Blätter oberseits concav. — Leider ist das Herbariumexemplar nach Herstellung der Zeichnung verlegt worden, so dass die Structur der Blätter nicht untersucht werden konnte.



Fig. 19. *Pultenaea.* *1 P. obcordata; 2a, b P. scobra; 3 P. rosea; 4 P. ternata; 5 P. aristata; 6 P. echinula.*

P. aristata (Fig. 19, *5*). Blätter an Tannennadeln erinnernd, aufgerichtet, Oberseite etwas concav. Bei diesen, immerhin als bifacial zu bezeichnenden Blättern erfährt der gewöhnliche Bau eine Umkehrung. Die Epidermis der Unterseite trägt keine Spaltöffnungen, sie ist grosszellig, starck verdickt, gebuckelt. Die Epidermis der Oberseite ist ziemlich grosszellig, hier finden sich die kaum eingesenkten Spaltöffnungen. An der Unterseite des Blattes liegt eine Schicht kurzer, breiter Palissaden, an der Oberseite schwammartig lockeres Gewebe, dessen Zellen allerdings mehr weniger palissadenförmig verlängert sind. Gefässbündel mit Bastfasern.

P. echinula (Fig. 19, *6*). Blätter nadelartig, im Bogen aufwärts gekrümmt, oberseits rinnenförmig, umgekehrt bifacial. Epidermis der Unterseite grosszellig, stark verdickt, gebuckelt, ohne

Spaltöffnungen; einige Zellen durch Tangentialwände getheilt. Epidermis der Oberseite aus grossen und kleinen Zellen bestehend, Aussenwände viel weniger verdickt, Spaltöffnungen kaum eingesenkt. Unten eine Lage kurzer, dicker Palissaden, oben Schwammparenchym. Gefässbündel der Mitte und des Randes mit Bastsicheln.

Eutaxia. Ein dem vorigen nahe stehendes Genus mit decussirten Blättern, von dem in Fig. 20 zwei Arten gezeichnet sind.

E. myrtifolia (Fig. 20, *1*). Blätter flach. Epidermis oberseits wenig verdickt, mit Spaltöffnungen; unterseits stärker verdickt, gebuckelt. Auf der Oberseite wenig ausgeprägte, aber ziemlich dicht stehende Palissaden, auf der Unterseite zunächst eine Schicht grosser, kugliger Zellen, dann folgt kleinzelligeres Parenchym.

E. virgata (Fig. 20, *2*). Blätter oberseits rinnenförmig. Epidermis beiderseits verdickt und gebuckelt, unterseits zweischichtig; Spaltöffnungen sah ich nur auf der Oberseite. Sehr lockere Palissaden auf beiden Seiten.

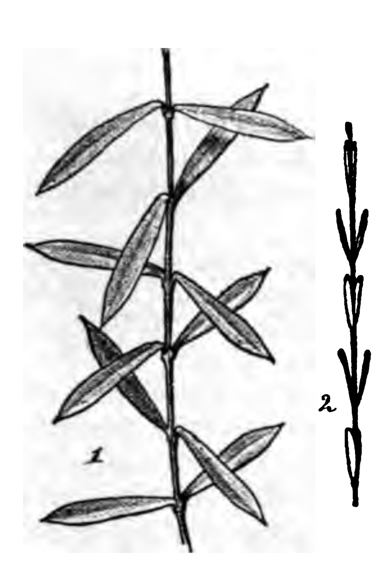


Fig. 20. *Eutaxia. 1 E. myrtifolia; 2 E. virgata.*

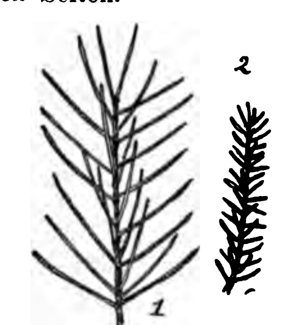


Fig. 21. *1 u. 2 Dillwynia. ericifolia.*

Dillwynia. Die Gattung umfasst nur Pflanzen von erikenartigem Habitus mit nadelförmigen, durch Einrollung der Oberseite rinnenförmigen Blättern; in Fig. 21 ist *1* ein Zweig der typischen *D. ericifolia*, 2 die Form *microphylla* der gleichen Art.

D. ericifolia besitzt nadelartige, oberseits eng rinnenförmige Blätter. Die Epidermis ist unterseits stark verdickt, mit kleinen Buckeln, am Rande kleinzelliger, in der Rinne sehr kleinzellig; die Zellen wachsen hier theilweise zu kurzen, breiten Haaren aus, zwischen

denen die Spaltöffnungen sehr geschützt liegen. Unterseits eine Palissadenschicht, die bis zur Rinne herumgreift; oberseits, d. h. um die Rinne herum lockeres Schwammgewebe.

Die drei Gefässbündel — eins unten, zwei neben der Rinne — mit einseitigen, starken Bastbelägen versehen.

Die übrigen Arten von Dillwynia besitzen einen ähnlichen Habitus und entsprechenden Bau der Blätter. Bei allen entspricht die Rinne allein morphologisch der Blattoberseite; nur um die Rinne herum liegt Schwammparenchym, das Palissadengewebe gehört der Blattunterseite an. Bei *D. juniperina* ist die Rinne grabenförmig, bei *D. cinerascens* schluchtartig, oben enger als in der Mitte, so dass die Spaltöffnungen äusserst geschützt zwischen den Haaren liegen. *D. floribunda* besitzt eine breitere, flachere Rinne.

Nach dieser Orientirung über den Formenkreis der Assimilationsorgane bei den Podalyrieen dürfte eine kurze Beleuchtung der in ihren Typen hervortretenden gemeinsamen Züge nicht unerwünscht sein.

Während der Grundtypus der Gruppe, welcher durch die Gattungen *Thermopsis*, *Baptisia* u. s. w. repräsentirt wird, im Habitus der dreizähligen Blätter und der ansehnlichen Nebenblätter sich an die Grundform des Blattes der Papilionaceen, wie es bei *Trifolium*, *Medicago*, *Ononis* etc. auftritt, sich anschliesst, begegnen uns in den abgeleiteten Typen der australischen Flora durchweg Anpassungen an ein sonniges Klima. Alle jene Veränderungen,

[redacted]

als Reflectoren wirksam sind, und wo dieselben sich einmal auf einer den Strahlen weniger ausgesetzten Seite des Laubes zeigen, dürfte dies nur ein Zeichen dafür sein, dass die Pflanzen ursprünglich in der Richtung der Production jener Buckeln variirten und dadurch dieselben als Kampf- und Schutzmittel zu erwerben vermochten.

Während der durch *Thermopsis* vertretene Grundtypus der Tribus (vergl. unsere Fig. 1) ein einheitlicher ist, treten die Anpassungen an das australische Klima in einer ungeheuren Fülle der Formen hervor, die von der Systematik in 20 Gattungen mit rund 400 Arten zusammengefasst werden. — Wie war es möglich, dass an sich ähnliche Lebensbedingungen in einem eigenartigen Klima solche mannigfaltige Gestalten hervorbrachten, die alle mehr oder weniger die Anpassung an dies Klima in ihrer Bildung hervortreten lassen?

Es hat die Anpassung der Podalyrieen an das australische Klima also nicht eine, sondern eine grosse Zahl typischer Formen erzeugt, die sich von einander wieder in zahllosen Variationen unterscheiden. Die hauptsächlich hervortretenden Habitustypen scheinen mir die folgenden zu sein: Grössere Lederblätter, kleinere Lederblätter, Tannennadeln, Erikennadeln, diese wieder mit oberseitiger oder unterseitiger Rinne, vertical inserirte Blätter, Binsenblätter, Binsenstengel, flache Langtriebe, plattenförmige Kurztriebe.

Diese mannigfach abändernden Habitustypen finden sich keineswegs in besonderen Gattungen vereinigt, sondern beispielsweise treten die Binsenstengel auf bei Arten von *Brachysema*, *Mirbelia*, *Jacksonia*, *Sphaerolobium*, *Daviesia*, welche Genera daneben aber auch ganz andere Formen von Assimilationsorganen hervorbringen. Flache oder geflügelte Stengel finden sich bei *Brachysema*, *Sphaerolobium*, *Daviesia*, *Jacksonia* in äusserst ähnlicher Prägung. Die grosse Mehrzahl der Gattungen, die ja nach sogenannten morphologischen Kennzeichen unterschieden werden, zeigt sich überhaupt höcht inconstant in den Vegetationsorganen, während sich constant durch sämmtliche Arten verhalten *Phyllota* mit Erikennadeln und Rinnen auf deren Unterseite, sowie *Dillwynia* mit der gleichen Blattform, aber mit Rinnen auf der Oberseite.

Jedenfalls kann es nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, dass die einzelnen bemerkenswerthen Habitusformen, wie beispielsweise die binsenförmigen und die platten Stengel, zu verschiedenen Malen und in verschiedenen Gattungen, also von einander unabhängig, phylogenetisch entstanden sind.

Wenn gleiche Formen sich in dieser Weise wiederholen, muss das morphologische Gleichgewicht der Pflanzen sich zu verschiedenen Malen in gleichsinniger Richtung stabilisirt haben; denn die grosse Mehrzahl, wenn nicht alle Arten, dürften sich gegenwärtig in einem Optimum der Anpassung befinden, welches durch Compensation und Correlation so verschiedenartiges Aussehen anzunehmen vermochte. Doch immer kehren gewisse Gleichgewichtslagen wieder, denen die Gestaltung der Pflanzen zustrebt, wie die Figuren in einem Kaleidoskop; und offenbar vermögen sehr verschiedene Gestalten der gleichen physiologischen Aufgabe, das Leben einer Pflanze unter bestimmten äusseren Bedingungen zu erhalten, gerecht zu werden.

Im Grossen und Ganzen werden wir die Assimilationsorgane der australischen Podalyrieen als reducirt bezeichnen können, wenn wir sie auf den Grundtypus von *Thermopsis* beziehen; der Binsenstengel ist die weitest gehende Form solcher Reduction. Insofern giebt sich eine einheitliche Wirkung der Lebensbedingungen zu erkennen. Auch in den wenigen Ausnahmefällen, wo gegenüber Thermopsis keine Reduction, sondern eine Progression vorliegt, wie in den Fiederblättern von *Burtonia* und *Gompholobium*, tritt gleich wieder die Reduction hinzu, indem die Blättchen nadelartig schmal werden. Es liegt offenbar im Wesen der Papilionaceen ein Zug zur Bildung gefiederter Blätter, der in allen Tribus der Familie zum Durchbruch kommen kann, und der daher auch bei wenigen Podalyrieen hervortritt; dass wir es in diesen Fällen mit einer Rückschlagsbildung zu thun haben, halte ich für unwahrscheinlich, da dem Urtypus der Tribus nur dreizählige, aber keine Fiederblätter eigen sind.

Für Untersuchungen über die Causalität der Habitusformen der australischen Podalyrieen müssten die speciellen Lebensbedingungen der einzelnen Arten viel genauer bekannt sein, als es thatsächlich der Fall ist; die Floristen lassen uns in dieser Hinsicht leider fast ganz im Stich. Derartige Untersuchungen würden sich in Verbindung mit Kulturversuchen am besten im Heimathlande dieser Pflanzen ausführen lassen. Es wird dabei in erster Linie erforderlich sein, festzustellen, ob die klimatischen Einflüsse der Keimpflanze oder der erwachsenen Pflanze gegenüber oder beiden gegenüber sich wirksam erweisen.

Wie dem aber auch sein mag: gerade die grosse Zahl der Gestalten und die weit grössere der Arten macht es mir unwahrscheinlich, dass wir in diesen Formen directe Wirkungen des Einflusses äusserer Factoren, des Lichtes, der Trockenheit, der Schwer-

kraft u. s. w. zu erblicken haben. Verständlich erscheint mir solche Mannigfaltigkeit nur bei Annahme des von Nägeli aufgestellten Gestaltungsgesetzes, dass es Abänderungen aus inneren Ursachen sind, die unter bestimmten äusseren Bedingungen mit einander concurriren, und dass diejenigen dieser Abänderungen sich erhalten, welche den äusseren Lebensbedingungen am besten angepasst sind. Ich gehe insofern weiter, als ich annehme, dass gewisse äussere Bedingungen, wie z. B. das Klima Ausstraliens, das morphologische Gleichgewicht[1]) eines Pflanzentypus stark zu erschüttern, seine Variabilität in kräftigere, verschieden gerichtete Schwingungen zu versetzen vermögen, dass es dann aber innere Gestaltungskräfte sind, die dies labilisirte Gleichgewicht in einzelne, bestimmte Formen drängen, und dass diejenigen dieser Formen sich erhalten, die den äusseren Lebensbedingungen genügend angepasst waren. Unter dieser Voraussetzung werden auch für die Hervorbringung der Gestalten der Assimilationsorgane der Podalyrieen die gleichen Kräfte massgebend gewesen sein, wie für die Bildung aller übrigen Pflanzentypen, auch der primordialen.

III. Genisteen.

Die Genisteen bilden eine grosse, über alle Erdtheile verbreitete Tribus der Leguminosen, für welche die vorwiegend monadelphisch verwachsenen Staubfäden charakteristisch sind. In den systematischen Werken werden sie neben die Podalyrieen gestellt, zu denen ihre Gattungen und Arten manche Analogien aufweisen; ob aber wirklich eine nähere Stammesgemeinschaft zwischen beiden Tribus besteht, scheint mir bislang nicht erwiesen zu sein.

Es ist wohl anzunehmen, dass die Leguminosen mit verwachsenen Staubfäden aus solchen mit freien Staubfäden hervorgegangen sind, aber daraus ist keineswegs zu folgern, dass irgend eine Tribus mit verwachsenen Staubfäden von den Podalyrieen abstammen müsse oder könne. Und wenn zweifelsohne der Verwachsungsprocess in den monadelphen Gattungen weiter vorgeschritten ist als in den diadelphen, so werden wir uns doch zu hüten haben, z. B. das Genus *Genista* mit seinen hoch hinauf monadelphisch verbundenen Staubgefässen von einer der diadelphen Gattungen der Tribus abzuleiten. Gerade bei den Genisteen habe ich den Eindruck, dass die Phylembryonen[1]) der einzelnen Gruppen und Gattungen nicht

1) Vergl. über diesen Begriff meine Abhandlungen über Flechten III.

mehr erhalten sind, dass die lebenden Gattungen Endglieder paralleler oder divergirender Aeste des phylogenetischen Stammbaums vorstellen.

Von Bentham und Hooker werden folgende Subtribus der Genisteen unterschieden:

a) Liparieen, bei denen der Vexillarstaubfaden gewöhnlich frei ist, seltener mit den übrigen zu einer oberwärts offenen Scheide verbunden. — Eine Gruppe südafrikanischer Gattungen.

b) Bossiaeeen, deren Staubfäden (mit Ausnahme einer Species) alle in eine oberwärts gespaltene Scheide verwachsen sind. — Australische Gattungen.

c) Crotalarieen, deren Staubfäden alle in eine oberwärts gespaltene Scheide verwachsen sind. — Vorwiegend südafrikanische Genera, vereinzelt in allen Erdtheilen.

d) Spartieen, deren Staubfäden alle in eine geschlossene Röhre verbunden sind. — Europa, Afrika, Asien, Amerika; überwiegend in den Mittelmeerländern heimisch.

a) Liparieen.

Liparia und ***Priestleya.*** Die beiden Gattungen stimmen im Habitus so sehr überein, dass in Fig. 22 nur einige Beispiele aus dem vielgestaltigeren Genus *Priestleya* mitgetheilt werden, welche den Habitus beider genügend zur Darstellung bringen. Die einfachen, ungestielten Blätter dieser Pflanzen stehen aufgerichtet und decken sich mehr weniger dachziegelig, so dass die Unterseite nach



Amphithalea. Sträucher, deren Beblätterung an die der vorigen Gattung erinnert, doch sind die Blätter kleiner, so dass gewöhnlich ein mehr erikenartiger Habitus resultirt.



Fig. 22. *Priestleya.* 1 *Pr. capitata*; 2 *Pr. hirsuta*; 3 *Pr. vestita.*

A. ericaefolia (Fig. 23, *1*). Blätter unterseits concav, bifacial. Epidermis der Oberseite grosszelliger, unterseits kleinzelliger, beide wenig verdickt, behaart; Spaltöffnungen unterseits. Oben lange, unten kurze Palissaden, in der Mittelschicht Schwammparenchym, in dem die Gefässbündel liegen; in der Differenzirung des Chlorenchyms gelangt also eine Tendenz zur Isolateralität zum Ausdruck.



Fig. 23. *Amphithalea.* 1 *A. ericaefolia*; 2 *A. densa*; 3 *A. virgata.*

A. densa (Fig. 23, 2). Blätter flach, zwischen den Rippen, die auf der Unterseite hervortreten, isolateral gebaut. Die Epidermis zeigt beiderseits gleich grosse, wenig verdickte, theilweise haartragende Zellen, auch die Spaltöffnungen liegen auf beiden Seiten, sie sind kaum eingesenkt. Beiderseits liegen gleiche Palissaden, in der Mitte eine schmale Schwammschicht mit Gefässbündeln.

A. virgata (Fig. 23, *3*). Blätter nadelartig, bifacial, Unterseite rinnenförmig. Epidermis der Oberseite sehr grosszellig, mässig verdickt, die der Unterseite (der Rinne) fast unverdickt mit Haaren und kaum eingesenkten Spaltöffnungen. Oberseits Palissaden, unterseits und in der Mitte lockeres Schwammparenchym.

Coelidium. Die Gattung erinnert im Habitus und der Gestalt der Blätter an *Amphithalea,* die Blätter sind aber durch Aufrollung des Randes oberseits concav, durch Aufrichtung des ganzen Blattes kehrt sich die convexe Unterseite gegen das Licht. Dies gilt in verstärktem Maasse von einigen Arten, bei denen die Blätter ausserdem eine Torsion um ihre Längsachse erfahren, so dass die Oberseite von der Bestrahlung theilweise ganz ausgeschlossen wird (Fig. 24).

C. ciliare (Fig. 24, *1*). Blätter gerade, aufgerichtet, dem Stengel angedrückt, von umgekehrt bifacialem Bau. Die Epidermis der Unterseite ist sehr stark verdickt, ohne Spaltöffnungen; die der Oberseite kleinzelliger, mit weniger verdickten Wänden und Haaren;



Fig. 24. *Coelidium. 1 C. ciliare; 2 C. Vogelii; 3* ein Blatt der letzteren Art, schwach vergrössert.



Fig. 25. *Goodia lotifolia.*

Spaltöffnungen wenig eingesenkt. An der Unterseite findet sich eine Schicht langer, schmaler, darunter eine Schicht kürzerer Palissaden, dann folgt Schwammparenchym, dessen oberste, subepidermale Schicht aus kurzen, dichteren, mit der Längsachse senkrecht zur Epidermis stehenden Zellen besteht und daher als unvollkommene Palissadenschicht gelten kann. Gefässbündel in der Mittelschicht mit stark verdickten Bast- und Holzfasern.

C. Vogelii (Fig. 24, *2*, *3*). Blätter gedreht, umgekehrt bifacial. Epidermis der Unterseite sehr grosszellig, stark verdickt; die der Oberseite kleinzellig, weniger verdickt, mit Haaren; Spaltöffnungen

nicht eingesenkt. Unterseits eine Schicht längerer, dichter Palissaden, darauf Schwammgewebe, oberseits eine Lage ganz kurzer, weniger dichter Palissaden. Gefässbündel in der Mittelschicht.

b) Bossiaeeen.

Goodia. Die Gattung besitzt in ihren dreizähligen Blättern die am höchsten entwickelte Blattform der ganzen Gruppe, die sich dadurch auch der typischen Blattgestalt der Leguminosen am meisten nähert. Das in Fig. 25 abgebildete Blatt von *G. lotifolia* ist normal bifacial gebaut, es besitzt oben zwei Schichten langer, schmaler Palissaden, unten Schwammparenchym. Die Epidermis ist stark gebuckelt.

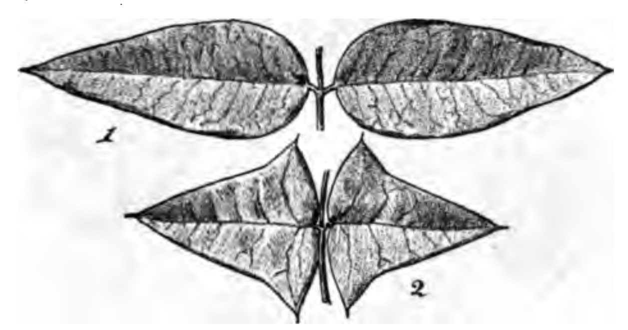


Fig. 26. *Platylobium.* 1 *P. formosum;* 2 *P. triangulare.*

Platylobium. Sträucher mit ansehnlichen, lederartigen, gegenständigen Blättern von ausgesprochen bifacialem Bau, oben Palissaden, unten Schwammparenchym; zu beiden Seiten der in der Mittelschicht des Blattes liegenden Gefässbündel finden sich derbe Bastgurtungen. Die beiden in Fig. 26 abgebildeten Arten weichen anatomisch nur unwesentlich von einander ab.

Bossiaea. Eine arten- und gestaltreiche Gattung, welche darin den Formenkreis mehrerer Podalyrieengenera wiederholt, dass die Blätter verkümmern und die Function der Assimilation auf den Stengel übergeht. In Fig. 27 ist eine Auswahl der beblätterten Arten gegeben.

B. ornata (Fig. 27, *1*). Stimmt im Bau der Blätter mit *Platylobium* überein: die Blätter sind im höchsten Masse bifacial. Epidermis der Oberseite grosszellig, mittelstark verdickt. Darunter

eine Schicht sehr langer und schmaler Palissaden, welche die halbe Dicke des Mesophylls einnehmen; in der unteren Blatthälfte Schwammparenchym. Epidermis der Unterseite kleinzellig, weniger verdickt, Spaltöffnungen eingesenkt. Gefässbündel in der Blattmitte, beiderseits mit Bastgurtungen.

B. eriocarpa (Fig. 27, *2*), von der Unterseite gesehen. Die Blätter bilden durch das Hervortreten der Mittelrippe unten eine doppelte, oben eine einfache Rinne und sind bifacial gebaut von einer *B. ornata* ähnlichen Structur; die Epidermis der Oberseite ist meist zweischichtig.

B. dentata (Fig. 27, *3*). Auch hier bildet das Blatt unterseits eine flache Doppelrinne, seine Structur ist bifacial.



Fig. 27. *Bossiaea. 1 B. ornata; 2 B. eriocarpa; 3 B. dentata; 4 B. biloba; 5 B. lenticularis; 6 B. microphylla.*

B. biloba (Fig. 27, *4*). Bifacial. Epidermiszellen oben sehr gross, unten klein, beiderseits ziemlich gleich verdickt.

B. lenticularis (Fig, 27, *5*). Blätter bifacial.

B. microphylla (Fig. 27, *6*). Die Zweigspitzen sind in Dornen umgewandelt. Blätter durch Einsenkung der Mittelrippe oberseits rinnenförmig, von bifacialem Bau. Gefässbündel beiderseits mit starken Bastgurtungen.

Fig. 28 ist abweichenden Formen gewidmet.

B. heterophylla (Fig. 28, *1*). Ein Strauch mit langen, ruthenförmigen, abgeplatteten Zweigen, von denen die unten eiförmigen, oberwärts schmaleren Blätter anscheinend frühzeitig abfallen, so dass der Stengelrinde jedenfalls ein wesentlicher Antheil an der Assimilationsarbeit zufällt. — Das Blatt ist fast isolateral gebaut. Die Epidermiszellen sind auf beiden Seiten ziemlich gleich gross, Spalt-

öffnungen finden sich auch beiderseits. Die Palissaden der Oberseite sind kurz, unter der Epidermis der Unterseite finden sich gleichfalls kurze, dichte Zellen, nur die Mittelschicht ist lockerer gebaut. Die Gefässbündel tragen zu beiden Seiten starke Bast-



Fig. 28. *Bossiaea. 1 B. heterophylla; 2 B. scolopendrina; 3 B. phylloclada.*

gurtungen. — Der flache Stengel ist isolateral. Unter der Epidermis ziehen sich continuirlich zwei Lagen kurzer Assimilationszellen hin, darunter eine fast continuirliche Zone von Bastfasern, die zu Gefässbündeln gehören; kleinere Bastgruppen auch auf der Innenseite dieser Bündel. Im Innern grosszelliges Mark.

B. scolopendrina (Fig. 28, 2). Der in der Abbildung mit Blüthenknospen besetzte Stengel trägt zwei dünne Flügel und ist normal ganz blattlos: nach Flor. Austr. II, p. 167 finden sich Blätter nur an Keimpflanzen und mitunter vereinzelt an der Basis der Zweige. Der Bau des geflügelten Stengels ist isolateral. Epidermiszellen mittelgross, mässig verdickt, Spaltöffnungen eingesenkt; darunter zwei Schichten kurzer Palissaden. In dem zur Mittelrippe gewordenen Stengel liegen darunter, dicht aneinander gereiht, die derben Bastgurtungen der Gefässbündel, die auch auf der Innenseite noch Fasern tragen. In den Flügeln stehen diese Gefässbündel entfernter; ihre Bastgruppen sind viel kleiner; nur das an den Kanten gelegene Bündel bildet noch ein sehr starkes Stereom aus; letzteres ist von der Epidermis nicht durch Palissaden, sondern durch eine Schicht farbloser Zellen getrennt. In der Mittelschicht farbloses Mark. Die letztere Art ist mit *B. heterophylla* verbunden durch *B. rufa*, welche gewöhnlich längliche, gestielte Blätter an den Zähnen der Stengelflügel trägt. Von dieser Art hat Hildebrand[1]) die Keimpflanzen beobachtet, dessen Mittheilung ich folgendes entnehme. Die Hauptachse entwickelt oberhalb der Kotyledonen zahlreiche, einfache, ovale Blätter, ohne sich zu verbreitern; aus der Achsel der Kotyledonen aber treten Seitenzweige hervor, die an ihrem unteren Theil der Hauptachse gleichen, weiter nach oben sich aber bandförmig verbreitern, Blätter an den Kanten tragend. Unterhalb der Kotyledonen sprossten dann noch Adventivzweige hervor, die von Anfang an abgeplattet waren.

B. phylloclada (Fig. 28, 3) Die sehr breiten Flügel springen zahnartig vor, die Zähne erinnern an die Verticalblätter von *Daviesia*

[redacted]

T. Mülleri. Strauch mit ruthenförmigen, ziemlich stielrunden, grünen Zweigen und sehr locker stehenden, linealen Blättern; unverkennbar sind die Internodien wesentlich an der Assimilation betheiligt.

T. egena (Fig. 29, *3*). Lange, binsenförmige, stielrunde, assimilirende Zweige; Blätter fehlend, oder vielmehr auf einen schmalen Wulst reducirt, in dessen Achseln die Blüthen stehen. Querschnitt kreisförmig, radiär gebaut, mit isolirten Bastrippen unter der Epidermis, von dieser durch zwei Schichten farbloser, dünnwandiger Zellen getrennt. Die Epidermiszellen sind klein, stark verdickt, die Spaltöffnungen tief eingesenkt. Mit den Bastrippen alternirt Palissadenparenchym, darunter liegt ein Holzring, in welchem auch stark verdickte Fasern sich finden, im Innern Mark.

T. Battii. Zweige blattlos, stielrund wie bei der vorigen Art, ein Theil derselben ist zu dornspitzigen Kurztrieben reducirt.

T. sulcata (Fig. 29, 2). Zweige blattlos, flach abgeplattet, ein Theil zu dornspitzigen Kurztrieben reducirt. Der innere Bau entspricht dem von *T. egena*, er ist isolateral; mit stark vortretenden subepidermalen Sklerenchymbündeln alterniren Gruppen von Palissadenparenchym.



Fig. 29. *Templetonia. 1 T. retusa; 2 T. sulcata; 3 T. egena.*

Hovea. Nur beblätterte Pflanzen, in Fig. 30 Beispiele.

H. chorizemifolia (Fig. 30, *1*). Ausgeprägt bifacial, Epidermis der Oberseite sehr stark verdickt, darunter Palissadenparenchym, unten Schwammgewebe. Gefässbündel in der Mitte des Blattes mit starker Doppelgurtung aus Bast, die beiderseits bis an die Epidermis reicht, von dieser noch durch eine farblose Zellschicht getrennt.

H. linearis (Fig. 30, *2*). Bifacial, oben einfache, unten durch die sehr vortretende Mittelrippe doppelte Rinne.



Fig. 30. *Hovea.* *1 H. chorizemifolia;* *2 H. linearis;* *3 H. pungens.*

H. trisperma besitzt unten Blätter wie *H. chorizemifolia,* doch ganzrandig, oben solche wie *H. linearis.*

H. pungens (Fig. 30, *3*). Blatt unterseits Doppelrinne, bifacial. Obere Epidermis zweischichtig, mässig verdickt; die der Unterseite einfach, kleinzellig, wenig verdickt. Oben eine Schicht langer, schmaler, sehr dichter Palissaden, unten äusserst lockeres Schwammgewebe. In der Mittelrippe liegt ein Gefässbündel, dessen beide, sehr starke Bastgurtungen oben und unten bis an die Epidermis reichen, von derjenigen der Unterseite durch eine farblose Zellschicht getrennt.

c) Crotalarieen.

Borbonia. Beblätterte Sträucher und Halbsträucher vom Cap, die im Habitus an Arten von *Priestleya* und *Liparia* erinnern, zum Theil aber auch erheblich davon abweichen; getheilt sind die Blätter niemals, gewöhnlich aber aufgerichtet, so dass die Unterseite vorzugsweise vom Licht getroffen wird. Fig. 31, *1* ist ein Stengelstück mit zwei Blättern von *B. crenata,* die ihre Unterseite zeigen; *2* ein Sprossende von *B. cordata,* die dicht dachziegeligen, äusserst starren Blätter geben den Zweigen Aehnlichkeit mit *Araucaria imbricata;* *3* ein Spross von *B. trinerva.*

Anatomisch stimmen *B. crenata* und *B. cordata* fast ganz überein. Die Structur der Blätter ist isolateral. Die Epidermis besteht beiderseits aus gleich grossen Zellen, deren einzelne nicht unbeträchtlich erweitert sind, mit fast gar nicht verdickten Aussenwänden und nicht eingesenkten Spaltöffnungen. Das Chlorenchym ist in beiden Blatthälften gleich, ganz locker, die Zellen stehen

mit der Längsachse senkrecht zur Epidermis. Die Gefässbündel mit starken Doppelgurtungen aus Bast, die beiderseits bis zur Epidermis reichen. — Ob diese Borbonien Schattenpflanzen sind? Die Flora Capensis macht darüber keine Angaben. — Auch *B. trinerva*



Fig. 31. *1 Borbonia crenata; 2 B. cordata; 3 B. trinerva.*

besitzt isolateral gebaute Blätter. Die Epidermiszellen sind beiderseits gleich, wenig verdickt, einzelne sehr vergrössert, fast kugelig aufgeschwollen, sie dienen vielleicht als Wasserbehälter. Das Chlorenchym ist gleichförmig und besteht aus kurzen, ziemlich dichten Zellen. Nur die Unterseite der Gefässbündel mit starken Bastgurtungen, drei davon treten als Nerven hervor, zwei liegen in den Rändern des Blattes.

Rafnia. Ein gleichfalls südafrikanisches, dem vorigen nahe stehendes Genus mit einfachen, breiteren und schmäleren Blättern. Zwei Extreme der Blattformen, *R. perfoliata* und *R. angulata*, sind in Fig. 32 dargestellt. *R. perfoliata* stimmt im Bau der isolateralen Blätter mit *Borbonia crenata* überein. Der Querschnitt des Blattes von *R. angulata* ist oval, die Structur gleichfalls isolateral. Die Gefässbündel sind einer Mittelschicht aus farblosem Gewebe eingebettet, sie wird umgeben von Palissaden in mehreren Schichten.



Fig. 32.
1 Rafnia perfoliata; 2 R. angulata.

Lotononis. Ein artenreiches, hauptsächlich südafrikanisches Genus, von dem aber auch einige Arten im Mittelmeergebiet vorkommen, mit dreizähligen, selten fünfzähligen Blättern und ansehnlichen Nebenblättern. Fig. 33 bringt *L. varia*, *acutiflora* und *involucrata*, alle drei vom Cap; bei der letzten Art sind die Nebenblätter den schmalen Blattzipfeln ähnlich geworden, wodurch die Pflanze sich dem ericoiden Habitus nähert.



Fig. 33. *1 Lotononis varia; 2 L. acutiflora; 3 L. involucrata.*

Lebeckia. Sträucher und Halbsträucher vom Cap mit dreizähligen oder einfachen flachen oder mit binsenförmigen Blättern. Nachstehend einige charakteristische Beispiele.



Fig. 34. *Lebeckia. 1 L. sericea; 2 L. multiflora; 3 L. microphylla; 4 L. sepiaria; 5 L. psiloloba.*

L. sericea (Fig. 34, *1*). Ein an *Cytisus* erinnernder Strauch, dessen Blätter eine feine Seidenbehaarung tragen. Die Spreite ist ziemlich isolateral gebaut, das Chlorenchym beiderseits schwammig, die Zellen aber palissadenartig orientirt, oben länger als unten.

Der Blattstiel, der jedenfalls nennenswerthen Antheil an der Assimilation nimmt, ist oberseits rinnenförmig, unter der Epidermis liegt rings ein lockeres Palissadenparenchym, in der Mitte farbloses Parenchym mit Gefässbündeln.

L. multiflora (Fig. 34, *2*). Wegen Verkleinerung der Blättchen überwiegt der Antheil des Blattstiels an der Assimilation noch mehr. Der anatomische Bau ist isolateral und dem der vorigen Art ganz ähnlich, nur sind die Chlorenchymzellen länger und stehen dichter.

L. microphylla (Fig. 34, *3*). Ein mit kleinen, dreizähligen Blättern besetzter Zweig. Spreite oberseits rinnenförmig, aber isolateral gebaut. Die Epidermis ist mit Haaren bedeckt, darunter liegen gleichförmige Palissaden, nur unter der Mittelrippe sind die Zellen etwas kürzer; in einer farblosen Mittelschicht liegen drei Gefässbündel mit starkem Bast auf der Unterseite.

L. sepiaria (Fig. 34, *4*). Blätter binsenförmig, fast stielrund, isolateral. Epidermis mit einzelnen stark vergrösserten Zellen, darunter ein lockerer Palissadenmantel. In fast kreisrundem, farblosem Mittelgewebe liegen drei Gefässbündel. — Es kann wohl kaum bezweifelt werden, dass die Binsenblätter dieser Art den Blattstielen anderer morphologisch entsprechen.

L. psiloloba (Fig. 34, *5*). Ein in älteren Exemplaren völlig blattloser Strauch, dessen Aeste in Dornen auslaufen; in der Abbildung einige Blüthenknospen gezeichnet. Nach der Flora Capensis (vol. II, p. 84) ist es „a nearly leafless bush", es sollen sich nur wenige Blätter mit flacher Spreite in weiten Abständen finden und meist einzählig sein. Die Assimilation dürfte vorwiegend durch die stielrunden Zweige besorgt werden. Vielleicht sind, wie bei *Spartium*, die jungen Triebe anfänglich beblättert, die Blätter fallen aber frühzeitig ab. — Die Epidermiszellen der Zweige sind sehr schmal, radial stark verlängert, im Schnitt 4—5mal so hoch als breit, aussen wenig verdickt; die Spaltöffnungen sind tief eingesenkt. Darunter liegt ein homogener Gürtel kleinzelligen, dichten Chlorenchyms mit ziemlich kurzen Zellen. Darauf folgt der Holzring mit Bast- und Holzfasern, im Innern Mark.

Aspalathus. Ein südafrikanisches Genus mit 150 Arten, wovon in Fig. 35 einige Beispiele.

A. securifolia (Fig. 35, *1*). Die lederartigen Blätter sind isolateral. Epidermiszellen beiderseits gleich gross, ziemlich stark

verdickt, Spaltöffnungen etwas eingesenkt. Beiderseits gleichmässiges, kurzzelliges Palissadengewebe. Gefässbündel mit starkem, unterseitigem Bast in einer farblosen Mittelschicht.

A. verrucosa (Fig. 35, *2*). Die oberseits mit einer leichten Rinne versehenen Nadelblätter stehen, wie bei Larix, in Büscheln an warzenförmigen Kurztrieben, sie sind isolateral gebaut. Die Epidermis ist ziemlich kleinzellig, die Spaltöffnungen stehen ringsum und sind nicht eingesenkt. Darunter liegt ein continuirlicher Gürtel von Palissaden. In der Mitte ausser wenigen farblosen Parenchymzellen ein Gefässbündel mit starker Bastsichel.

A. divaricata (Fig. 35, *3*). Dünne Zweige, mit kleinen, haidekrautartigen Blättern. Dieselben sind stielrund, isolateral. Epidermis grosszellig, wenig verdickt. Darunter zwei Schichten continuirlicher Palissaden, dann farbloses Parenchym, worin ein Gefässbündel mit starkem Bast. — Der Stengel zeigt zwischen Epidermis und Holzring nur farbloses Parenchym.



Fig. 35. *Aspalathus. 1 A. securifolia; 2 A. verrucosa; 3 A. divaricata; 4 A. acuminata; 5 A. globosa.*

A. acuminata (Fig. 35, *4*). Zweige dornspitzig, mit sehr kleinen Blättern; die Abbildung zeigt zwei Blüthenknospen in der Nähe der Spitzen. Die Blätter sind stielrund, isolateral. Epidermiszellen gross, wenig verdickt, Spaltöffnungen kaum eingesenkt. Darunter zwei bis drei Schichten langer, schmaler Palissaden, dann in farblosem Centralgewebe ein Gefässbündel mit starkem Bast. Im Stengel, der auch makroskopisch sehr hell erscheint, findet sich nur farbloses Rindengewebe, z. Th. sklerenchymatisch verdickt. Man ist, wie bei der vorigen Art, verwundert, dass bei der Kleinheit der Blätter der Stengel keinen Antheil an der Assimilation nimmt.

A. globosa (Fig. 35, *5*). Von lykopodiumartigem Aussehen. Blatt isolateral, im Querschnitt oval. Epidermiszellen mittelgross,

mässig verdickt, Spaltöffnungen nicht eingesenkt. Continuirliche, mehrschichtige, kurze Palissaden, im Centrum ein Gefässbündel mit starkem Bast.

Anarthrophyllum. Kleine Sträucher aus Südamerika. In Fig. 36 ist ein Zweig mit einer endständigen Hülse von *A. juniperinum* aus Chile gezeichnet. Die Blätter sind nadelartig und mit

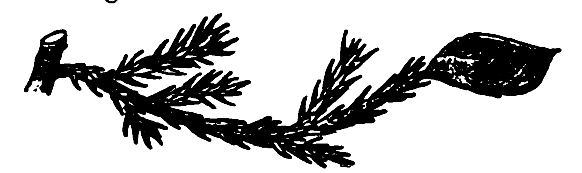


Fig. 36. *Anarthrophyllum juniperinum.*

zwei ähnlich gestalteten Nebenblättern in eine stengelumfassende Scheide verwachsen, flach, mit leicht emporgebogenem Rande. Epidermiszellen ziemlich klein, stark verdickt. Oben in der ganzen Flächenausdehnung schwammiges Chlorenchym, dessen Zellreihen senkrecht zur Epidermis stehen. In den Kanten des Blattes und unterseits sehr starke Stereome aus Bast, die zu relativ kleinen Gefässbündeln gehören; mit denselben alternirt unterseits Chlorenchym von der gleichen Beschaffenheit, wie oberseits.

Crotalaria. Ein grosses Genus, das etwa 200 in den wärmeren Erdstrichen beider Hemisphären verbreitete Arten umfasst. Die Blätter sind meist dreizählig, seltener 5- oder 7zählig oder einfach. In Fig. 37 sind einige Beispiele mitgetheilt, zunächst *1 Cr. pumila* als normale Grundform des Blattes der Gattung. Dann 2 *Cr. Burhia* mit kleinen, einfachen, entfernt stehenden Blättern, so dass der Oberfläche der ruthenförmigen Zweige der Hauptantheil



Fig. 37. *Crotalaria. 1 Cr. pumila; 2 Cr. Burhia; 3 Cr. sagittalis.*

an der Assimilation zufällt; die Epidermis des Blattes besitzt einzelne, stark erweiterte Zellen, die Spaltöffnungen finden sich auf beiden Seiten; oberseits Palissaden, unterseits kürzeres Chlorenchym. Der Stengel zeigt unter der Epidermis eine fortlaufende Palissadenschicht. *Cr. sagittalis* endlich in Fig. 37, *3* hat einfache Blätter und zwei grosse Nebenblätter, welche flügelartig am Stengel herablaufen und als wesentliches Assimilationsorgan anzusehen sind.

d) Spartieen.

Lupinus. Die artenreiche Gattung bildet einen eigenartigen Typus unter den Genisteen, sie ist vorwiegend amerikanisch, wenige Species sind im Mittelmeergebiet zu Hause. Die Blätter sind handförmig getheilt, selten einfach; ihr anatomischer Bau ist der normale der Dikotylenblätter, d. h. bifacial ohne Anpassungszeichen an besondere Existenzbedingungen. Der Habitus der Lupinen ist so bekannt, dass eine Abbildung überflüssig erschien.

Laburnum. Der bekannte Goldregen mit den grossen, dreizähligen Blättern, welche eine Epidermis mit wenig verdickten Aussenwänden, oben lange, schmale Palissaden, unten kurzzelliges Schwammgewebe besitzen — also gleichfalls normalen Bau. Laburnum kann wegen seiner Baumgestalt angesehen werden als die höchstentwickelte Normalform der Spartieen, schon darum ist er den übrigen Gattungen dieses Typus vorauszustellen.

Calycotome. Sträucher des Mittelmeergebiets, die im System [redacted]

Während die Blattspreiten einen bifacialen Bau ohne hervortretende Schutzmittel gegen Austrocknung zeigen, sind die Internodien und Dornen mit sehr stark verdickter Epidermis und tief eingesenkten Spaltöffnungen versehen; darunter liegt in den Rippen ein Bündel Sklerenchymfasern, in den flachen Furchen mehrschichtiges Palissadenparenchym.

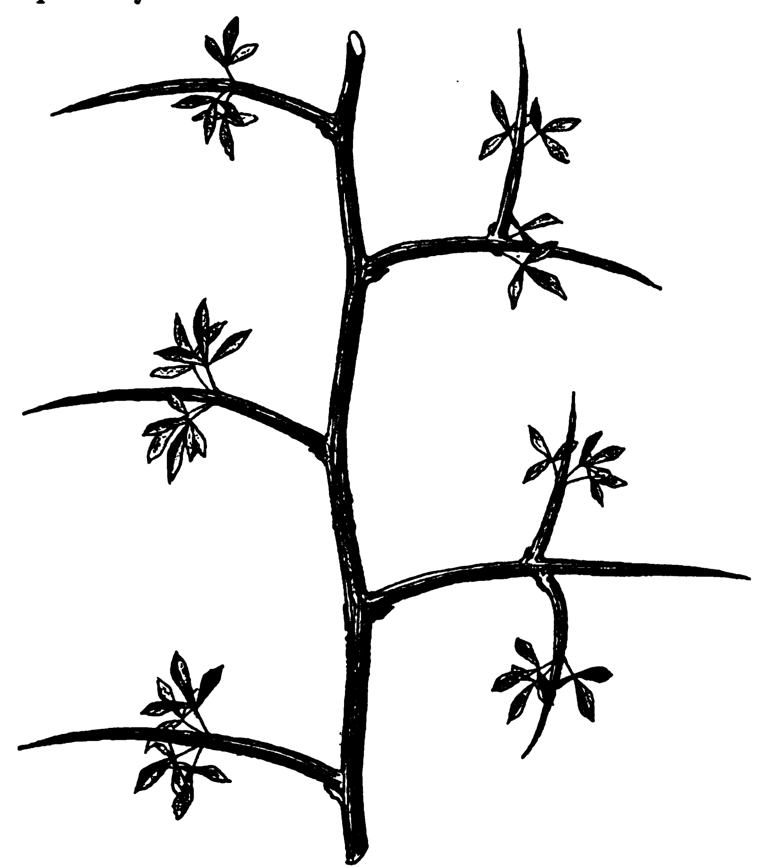


Fig. 38. *Calycotome villosa;* blattarmes Zweigstück mit grossen Dornen.

Spartium. Ein monotypes Genus. *Sp. junceum*, dieser charakterische Bewohner der Mittelmeerländer, assimilirt vorwiegend mit den langen, stielrunden Binsenzweigen. Den grösseren Theil des Jahres sind diese Internodien der Assimilationsapparat; nur im Frühsommer findet man die Sprosse beblättert, wie Fig. 39 zeigt[1]).

1) Die Zeichnung wurde nach einem Gewächshaus-Exemplar entworfen; an den natürlichen Standorten der Pflanze pflegen die Blätter etwas schmaler zu sein.

Das assimilirende Areal der Blätter kommt dann demjenigen Internodien so ziemlich gleich. *Spartium* stimmt aber mit v Genisteen überein in der biologisch bemerkenswerthen E thümlichkeit, dass die im Frühling entwickelten Blätter eine kurze Lebensdauer haben, dass sie meistens im Juni und schon wieder abfallen und daher für die Pflanze eine ök



misch viel geringere Be tung besitzen, als das wöhnliche, bis in den H persistirende Laub. Reic aufgewogen wird dieser Verlust dadurch, dass die mehrjährigen Zweige assimiliren.

Im Zusammenhang der kurzen Periode Function steht der a mische Bau der Blätter Spartium. Sie zeigen kein Anpassung an ein Klim brennendem Sonnensche ist das auch gar nich erwarten, da sie di Klima ausweichen und l zu Grunde gehen, als ihm anpassen. — Die Au wände der Epidermis

[redacted]

Unterseite liegt eine etwas mehr gestreckte Zellschicht. — Der Bau des cylindrischen Stengels ist mehrfach beschrieben worden[1]). Das Innere wird von grosszelligem, dünnwandigem Mark erfüllt, darauf folgt der Holzring, dann alternirend eine grosse Zahl von schmalen Bast- und breiteren Palissadengruppen, die Zellen der letzteren in vier bis sechs Schichten über einander. Die Bastfasern sind von der Epidermis durch eine Schicht unverdickter Zellen getrennt. Die Epidermis ist kleinzellig, über den Palissaden sind die Zellen etwas grösser, hier allein finden sich Spaltöffnungen; die Aussenwände sind durchweg ziemlich stark verdickt.

Ulex. Eine sehr bemerkenswerthe Ausprägung des assimilirenden Apparats tritt uns in Ulex entgegen. In Fig. 40 ist ein Spross von *U. europaeus* gezeichnet. Derselbe besteht aus einem complicirten System assimilirender Dornen und Nadeln, deren morphologische Werthigkeit sich im Habitusbilde nicht wiedergeben liess. Die bilateralen Nadeln sind Blätter, die radiären Dornen Kurztriebe, beide in Stachelspitzen auslaufend. Unter jedem der grossen Dornen befindet sich ein Tragblatt von der Gestalt einer Fichtennadel; an diesen Dornen erster Ordnung entspringen kleinere Dornen zweiter Ordnung, von denen wenigstens die unteren durch ein gleichfalls nadelförmiges Tragblatt gestützt werden. Auch die Hauptachse eines solchen Sprosses ist tiefgrün gefärbt, sie wie die Dornen ist mehr weniger tief gerillt, wodurch eine Erweiterung der assimilirenden Fläche bewirkt wird. Buchenau[2]),



Fig. 40. *Ulex europaeus.*

1) Schube, l. c., p. 8. — Ross, l. c., p. 14.

2) Flora 1859, p. 81.

Hildebrand[1]), Winckler[2]) und Lubbock[3]) haben die Keimpflanzen von *Ulex europaeus* untersucht, und diese zeigen zur Evidenz den Zusammenhang der merkwürdigen Form mit dem normalen Typus der Gruppe.

Die von mir ausgesäten Samen des *U. europaeus* haben leider nicht gekeimt, und war es mir nur möglich, Keimpflanzen des in Portugal wachsenden *U. Welwitschianus* zu beobachten, die sich aber denjenigen von *U. europaeus* in allen wesentlichen Stücken gleich vorhalten, wie der in Fig. 41 gezeichnete untere Theil einer jungen Pflanze darthut. Auf die Kotyledonen folgen zunächst drei einfache, ovale Erstlingsblätter[4]), dann mehrere dreizählige Blätter mit ovalen Blättchen, die Seitenblättchen werden hierauf schmaler, um bald wieder ganz zu schwinden, die Blätter werden von Neuem einfach und nähern sich in ihrer Gestalt immer mehr spitzen Tannennadeln. Schon in den Achseln der dreizähligen Blätter beginnt die Entwickelung der verzweigten, dornigen Kurztriebe. Das resultirende, aus Blattdornen und Zweigdornen sich zusammensetzende Assimilationssystem wird schliesslich demjenigen des *U. europaeus* ganz ähnlich.



Fig. 41. Unterer Theil einer Samenpflanze von *Ulex Welwitschianus*.

Der grössere Theil der assimilirenden Fläche wird bei *U. europaeus* von den Dornen geliefert. Der Querschnitt durch einen Dorn ergab die Figur eines 7strahligen Sterns, dessen Zacken die Leisten bezeichnen, mit ebenso viel flachen Rillen dazwischen. In den Leisten liegen Bastrippen; in den Rillen kurze Palissaden in mehreren Schichten. Dann folgt ein Holzring und Mark. Die Epidermis ist kleinzellig, ihre Aussenwände sind an älteren Dornen stark verdickt, die Spaltöffnungen, welche sich nur oberhalb der Palissaden finden, nicht eingesenkt. — Der

1) l. c., p. 311.

2) Verh. d. nat. Ver. von Rheinl. u. Westf., 1880, p. 156.

3) On Seedlings I, p. 410.

4) Das unterste derselben fiel nach hinten und ist in der Zeichnung nicht angedeutet.

Querschnitt eines Stengels zeigte sieben etwas flügelartig vortretende und ebenso viele, damit alternirende, flache Leisten. In den grossen Leisten reichen Bastplatten bis zur Epidermis, wie auch bei den Dornen durch eine farblose Zellschicht von dieser getrennt; auch in den kleinen Leisten liegen Bastbündel, doch zieht sich das Chlorenchym über diese hinweg. Das letztere besteht aus mehreren Lagen kurzer Zellen, deren äussere Schicht in den Flügelleisten sich etwas palissadenartig streckt und hier auch dichtere Chromatophoren zeigt. Die Epidermis verhält sich wie bei den Dornen. — Das Blatt ist bifacial gebaut, ein mittlerer Durchschnitt zeigt drei Gefässbündel mit je einer Bastgruppe; diejenige der Mittelrippe reicht unten bis zur Epidermis, von dieser durch eine farblose Zellschicht getrennt. Die Aussenwände der Epidermiszellen sind weniger verdickt als an den Dornen, die nicht eingesenkten Spaltöffnungen liegen auf beiden Seiten.

Genista. Diese über 70 Arten zählende Gattung ist in Europa, Nordafrika und Westasien verbreitet. Es sind Sträucher oder Halbsträucher, häufig dornig und dann an *Ulex* erinnernd, mit kleinen, einfachen oder dreizähligen Blättern, die oft bald nach Vollendung des Triebes abfallen, so dass dann, wie bei *Spartium*, die blattlosen binsenartigen Zweige allein assimiliren. Nachstehend eine Auswahl von Beispielen.

G. germanica[1]) (Fig. 42, *1a, b, c*). *a* ist ein junger, noch dornenloser Spross mit zarten, soweit die Herbarexemplare es erkennen liessen, bifacial gebauten Blättern; er ist den stets unbewehrt bleibenden Zweigen von *G. tinctoria* gleichwerthig. *b* ist ein älterer Zweig, in dessen Achseln tiefgrüne, assimilirende Dornen entstanden sind. Diese dornigen Kurztriebe verzweigen sich später mehr und mehr, sie persistiren an den älteren Sprossen nach dem Laubabfall, wobei sie zuletzt auch ihre grüne Farbe einbüssen *(c)*. Ein solcher Dorn, welcher dem Stengel gleich gebaut ist, zeigt fünf flügelartige Leisten, in jede Leiste ragt eine schmale Bastplatte hinein. Ueber den Kanten der Flügel ist die Epidermis kleinzellig, in den Thälern grosszellig, hier befindet sich kurzzelliges Assimilationsparenchym in mehreren Lagen.

G. ferox (Fig. 42, 2). Nordafrika. In den Achseln der kleinen lanzettlichen Blätter stehen grosse, assimilirende Dornen, die gewöhnlich

1) Vergl. auch Hildebrand, l. c., p. 312.

einfach bleiben, selten ein Blättchen tragen und in dessen Achsel einen zweiten, kürzeren Dorn hervorbringen; das assimilirende Areal der Dornen steht hinter dem der Blätter kaum zurück. Auch die Stengeloberfläche ist tiefgrün gefärbt. Das Blatt ist bifacial ge-



Fig. 42. *Genista.* *1 a, b, c G. germanica; 2 G. ferox; 3 a, b G. hispanica; 4 a, b G. radiata; 5 G. acanthoclada; 6 G. monosperma; 7 G. umbellata.*

baut, Spaltöffnungen sah ich nur auf der Unterseite. Unten findet sich kurzzelliges, oben palissadenartiges Chlorenchym, beide sind locker gefügt; unter der Mittelrippe ragt eine Bastgurtung bis zur Epidermis der Unterseite. Stengel und Dornen besitzen 6—8

flügelartige Kanten, darin liegen Bastplatten, in den Thälern findet sich kurzzelliges, mehrschichtiges Chlorenchym. Samen, die angeblich zu dieser Art gehörten, ergeben über den Kotyledonen erst ein einfaches, dann dreizähliges Blatt (Fig. 43, *1*); ich gebe eine Zeichnung davon wegen dieses Wechsels der Blattgestalt, auch wenn diese Pflanze nicht zu *ferox* gehören sollte[1]).

G. hispanica (Fig. 42, *3a, b*). Westeuropa. Die Art erinnert an *G. germanica*, nur sind die Dornen grösser und frühzeitig reicher verzweigt. In *a* sieht man dieselben in den Achseln der Blätter stehen, die grösseren Verzweigungen sind durch kleine Tragblätter gestützt; in *b* sind die Blätter sämmtlich abgefallen, das Dornsystem hat aber die lebhaft grüne Farbe beibehalten. — Die Blätter besitzen eine grosszellige Epidermis mit einzelnen vergrösserten Zellen. Das



Fig. 43. Keimpflanzen.
1 Genista ferox; 2 G. monosperma; 3 G. ephedroides[1]).

Chlorenchym wird beiderseits aus kurzen, ziemlich dichten Zellen gebildet; nur oberhalb der Mittelrippe nimmt es ein palissadenartiges Aussehen an. Die Dornen sind weniger scharf geflügelt als bei *G. germanica*, die Palissaden finden sich nicht nur in den Thälern, sondern auch über den Bastplatten in den Rippen. Die Epidermis ist stark verdickt; Spaltöffnungen liegen zerstreut über der ganzen Oberfläche.

G. radiata[2]) (Fig. 42, *4a, b.*) Südeuropa. Zeigt in *b* zwei der sitzenden, dreizähligen Blätter an einem jungen Spross, deren Achseln zwei Seitensprosse entsprungen sind; *a* ist ein grösserer Abschnitt eines älteren Sprosssystems, die Spreiten der Blätter sind abgefallen, die

---

1) Die Samen, aus denen die in der Figur abgebildeten Keimpflanzen erwuchsen, wurden aus südeuropäischen Gärten bezogen, dafür, dass sie richtig sind, ist allerdings keine Gewähr vorhanden.

2) Vergl. auch Ross, l. c., p. 26.

langen, binsenförmigen, tief gerillten Internodien sind nunmehr der einzige Assimilationsapparat der Pflanze. — Der Querschnitt des Stengels zeigt einen sechsstrahligen Stern mit tiefen Rillen, die in der Mitte weiter sind als oben, und von Haaren erfüllt. In den Rippen liegen Bastgurtungen, von der hier stark verdickten Epidermis durch eine Schicht farbloser Zellen getrennt. Die Epidermis der Rinnen ist zartwandig und enthält an den Böschungen die Spaltöffnungen. Darunter liegt ein mehrschichtiges, kurzzelliges Chlorenchym, das am Ausgang der Rinnen am mächtigsten ist. — Da ich keine Samen dieser Art erhalten konnte, so gebe ich die Abbildung einer Keimpflanze von *G. ephedroides* (Fig. 43, *3*), die gleich auf die Kotyledonen mit einem dreigliedrigen Blatte einsetzt.

G. acanthoclada (Fig. 42, *5*). Griechenland. Die kleinen, unter den dornigen Kurztrieben stehenden, seidenhaarigen Blätter sind abgefallen, dagegen sind zwei Blüthenknospen vorhanden. Der Stengel trägt alternirende Rippen und Rillen. Der Querschnitt zeigt einen 12—15strahligen Stern, die Rillen sind spaltenförmig, tief, von einzelnen Haaren erfüllt. In den Rippen liegen Bastplatten, über denselben ist die Epidermis sehr stark verdickt, sie wird um so dünnwandiger, je tiefer sie in die Rillen hinabbiegt, hier liegen die eingesenkten Spaltöffnungen an den Böschungen. Um die Rillen zieht sich mehrschichtiges, kurzzelliges Chlorenchym, dessen Zellen sich an der äusseren Böschung mehr pallissadenartig strecken. Innen ein Holzring mit stark verdickten Fasern; zuletzt dickwandiges Mark.

G. monosperma[1]) (Fig. 42, *6*). Mittelmeergebiet. Ein Stück der mit langen, binsenförmigen Internodien ausgerüsteten Pflanze, deren Blätter frühzeitig abfallen. In Fig. 43, *2* ist eine Keimpflanze gezeichnet, welche oberhalb der Kotyledonen einfache, lanzettliche, seidenhaarige Blätter trägt. Die Epidermis dieser Blätter ist beiderseits gleich, ziemlich grosszellig, wenig verdickt, mit eingesenkten Spaltöffnungen. Das Chlorenchym besteht beiderseits aus mehrschichtigen Palissaden, insofern ist es aber etwas bifacial, als die Zellen der Oberseite länger, die der Unterseite kürzer sind. Der Stengel zeigt 10—15 Rippen mit spaltenförmigen Rillen dazwischen; in den Rippen Bastplatten. Die darüber liegende Epidermis ist sehr verdickt, in den Rillen wird sie dünnwandiger, hier

1) Vergl. Pick, l. c., p. 6. — Ross, l. c., p. 25. — Volkens, l. c., p. 26.

liegen die eingesenkten Spaltöffnungen an den Böschungen. Das Chlorenchym liegt um die Rillen, am Grunde derselben ist es kurzzellig und chlorophyllarm, am oberen Theil der Böschung palissadenförmig mit dichten Chromotophoren.

G. umbellata (Fig. 42, 7). Nordafrika. Die langen, ruthenförmigen Aeste halten ihre kleinen, entfernt stehenden Blätter etwas länger fest als die zuletzt beschriebenen Arten; der Bau des Stengels und der Blätter stimmt im Wesentlichen mit *G. monosperma* überein.

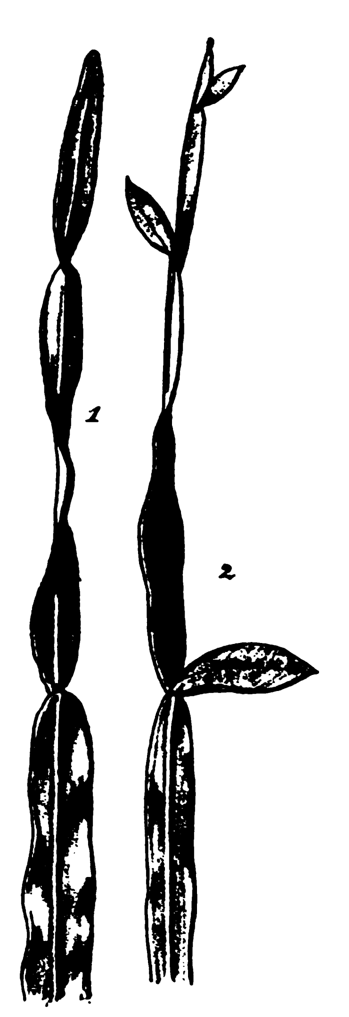


Fig. 44. *Genista sagittalis.*

Einen ganz abweichenden Habitus besitzt die in Fig. 44 abgebildete *G. sagittalis*[1]); *1* ist die Pflanze des Hochsommers, *2* die des Frühlings. Letztere besitzt eilanzettliche Blätter, die zwischen ihnen stehenden Internodien sind breit geflügelt; diese Blätter fallen im Sommer ab, und die Pflanze assimilirt dann lediglich mit den Flügeln des Stengels.

Untersucht man den Stengel junger, eben ausgetriebener Sprosse, so zeigt derselbe auf dem Querschnitt 5—7 wenig hervortretende Leisten, etwa wie *Genista germanica*. Im Grat dieser Leisten liegen Faserbündel, an den Böschungen und in den Thälern findet sich kurzzelliges Chlorenchym. An nichtblühenden Sprossen wachsen dann zwei gegenüberstehende Leisten zu den beiden breiten Internodialflügeln aus, während die übrigen Leisten im Laufe des Dickenwachsthums des Stengels immer mehr schwinden, d. h. ausgeglichen werden; die Flügelleisten entsprechen den beiden Hälften des über dem Internodium stehenden Blattes, als wären es am Stengel herab-

1) Vergl. Pick, l. c., p. 8.

laufende Stipulargebilde. An blühenden Sprossen findet man gewöhnlich drei oder fünf weniger breite Flügelleisten ausgebildet.

Die ausgewachsenen Flügel eines nichtblühenden Sprosses zeigen in der Kante ein Stereom, sonst in der Mittelschicht Gefässbündel in ziemlich weiten Abständen bis zum centralen Holzkörper hin. Das übrige Gewebe wird von beiderseits gleichem Chlorenchym gebildet, dessen Zellen in der Mitte kürzer, isodiametrisch, unter der Epidermis ein wenig palissadenförmig gestreckt sind. Die Epidermis ist mässig verdickt, Spaltöffnungen finden sich auf beiden Seiten. — Das Blatt ist bifacial, obwohl auch oben Spaltöffnungen liegen. Die Epidermis ist sehr wenig verdickt. Oben liegen kurze Palissaden in mehreren Schichten, unten noch kürzere Schwammzellen.

Erinacea. Nur eine Art, *E. pungens* [1]), auf der spanischen Halbinsel, wovon Fig. 45 eine Abbildung giebt. Der kleine Strauch ist stark verzweigt mit dornspitzigen Aesten, die Blätter fallen frühzeitig ab und überlassen die Assimilation den Internodien. *1* ist ein Stück einer älteren, entblätterten Pflanze, *2* ein junger, noch Blätter tragender Spross. — Die Blätter sind zart, bifacial. Der Stengel zeigt im Querschnitt einen 10—12 strahligen Stern mit engen, spaltenförmigen Rillen. Der Bau entspricht dem von *G. monosperma;* die an den Böschungen der Rillen liegenden Spaltöffnungen sind von grossen Cuticularhöfen umgeben.



Fig. 45. *Erinacea pungens.*

Cytisus. Ein ziemlich artenreiches Genus, sämmtlich in Europa, Nordafrika und Westasien heimische Sträucher. Der grössere Theil besitzt plattenförmige, wohl ausgebildete Blätter; bei anderen dienen die Internodien der Assimilation, die Blätter fallen frühzeitig ab, treten an Ausdehnung zurück oder fehlen ganz.

1) Vergl. Volkens, l. c., p. 27. — Schube, l. c., p. 22.

Die Arten der letzten Gruppe zeigen grosse Uebereinstimmung mit manchen Genisten.

In Fig. 46 sind zwei Arten der ersten Gruppe dargestellt, oben *C. capitatus* mit dreizähligen, unten *C. decumbens* mit ungetheilten Blättern. Der anatomische Bau beider ist normal und bifacial.

Der zweiten Gruppe ist Fig. 47 gewidmet.

C. scoparius [1]) (Fig. 47, *1*). Der bekannte und mehrfach beschriebene Besenstrauch mit den dunkelgrünen, ruthenartigen Zweigen. Im Frühling entwickeln sich an den Sprossen gestielte, dreizählige Blätter von normalem Bau, deren assimilirende Fläche die der zugehörigen Internodien entschieden übertrifft. Diese Blätter gehen grösstentheils schon im Sommer zu Grunde. Die im Sommer gebildeten Triebe, wovon die Abbildung ein Basalstück darstellt, tragen kleine, lanzettliche, einfache und ungestielte Blätter, deren Assimilationsfläche ungefähr derjenigen der zugehörigen Internodien gleich ist. Diese Sommerblätter persistiren bis tief in den Herbst hinein. An der Basis der Sommertriebe findet man stets noch kleine und kürzer gestielte dreizählige Blätter, sie sind mit den einfachen gewöhnlich durch ein Uebergangsblatt verbunden, bei welchem das eine Seitenblättchen geschwunden ist (Fig. 47, *1*). Ganz ebenso verhalten sich nach Winckler auch die Keimpflanzen; es folgt daraus, dass wir bei *C. scoparius* das dreizählige Blatt als die ursprüngliche, das einfache als eine abgeleitete Form anzusehen haben. Auch die einfachen Sommerblätter sind bifacial, oben zwei Schichten Palissaden, unten kurzzelliges, ziemlich lockeres Chlorenchym; Sklerenchym fehlt ganz.



Fig. 46. *Cytisus.* Oben: *C. capitatus;* unten: *C. decumbens.*

---

1) Vergl. Winckler, l. c., p. 156. — Pick, l. c., p. 5. — Schube, l. c., p. 22.

Der Stengel zeigt fünf mehr weniger flügelartig vortretende Leisten, dazwischen breite Furchen mit flacher Sohle. Im Grat der Leisten liegen Bastrippen, die durch mehr weniger unterbrochene Bastplatten mit den Gefässbündeln in Zusammenhang stehen. Ein mehrschichtiges, kurzzelliges Chlorenchym findet sich in den Thälern und an den Böschungen der Leisten. Die Zellen der Epidermis sind radial verlängert, die Aussenwände verdickt. Wenig eingesenkte Spaltöffnungen liegen zahlreich oberhalb des Chlorenchyms. Im Innern ein Holzring und Mark.



Haaren erfüllte Rillen von einander getrennt sind. Die Epidermis ist auf den Rippen sehr stark verdickt, etwas weniger in den Spalten, die Spaltöffnungen sind tief eingesenkt. Das Chlorenchym ist kurzzellig und zieht sich in mehreren Schichten um die ganze Rille herum. In den Rippen liegen Bastbündel; bei ihrer grossen Durchsichtigkeit halte ich es für wahrscheinlich, dass durch sie hindurchfallendes Licht noch assimilirend im Chlorenchym zur Geltung kommen kann.

C. stenopterus (Fig. 47, *3*). Aus Portugal; eine der interessantesten Arten. Der scharfkantig geflügelte Stengel trägt hakenförmig gekrümmte, dornspitzige Blätter, in deren Achseln Kurztriebe mit ähnlichen Blättern stehen. Die Blätter persistiren, wie bei *Ulex*; ihr assimilirendes Areal ist viel geringer als das des Stengels. — Das Blatt ist flach bifacial, mit unterseits hervortretender Bastgurtung des mittleren Gefässbündels. Auch die übrigen Gefässbündel sind mit Bastfasern ausgestattet, die des randständigen Bündels erstrecken sich bis zur Oberhaut. Oben liegen Palissaden, unten kurzzelliges, ziemlich dichtes Chlorenchym. Die Epidermis ist überall sehr stark verdickt; einzelne Zellen sind, besonders an der Unterseite, beträchtlich nach innen zu erweitert. Die Spaltöffnungen finden sich auf beiden Seiten, sie sind tief eingesenkt, mit grossen Cuticularvorhöfen versehen. — Der Stengel zeigt auf dem Querschnitt fünf Leisten von verschiedener Höhe; drei derselben sind niedrig, zwei flügelartig erweitert. In den Graten der Leisten liegen Bastbündel. Das Chlorenchym ist an den Böschungen der Leisten und in den flacheren Thälern palissadenförmig, in den tieferen kurzzelliger. Die Epidermis ist sehr stark verdickt, auch über den Thälern; die Spaltöffnungen sind tief eingesenkt, mit grossen Cuticularvorhöfen. Im Innern ein fester Holzkörper, um die Achse wenige, dickwandige Markzellen.

C. tridentatus (Fig. 47, *4*). Gleichfalls aus Portugal, im Habitus an *Genista sagittalis* erinnernd. Die Internodien sind mit breiten, assimilirenden Flügeln ausgerüstet; die Blätter zu kleinen dornartigen Zähnen reducirt, die an den Knoten des Stengels zu dreien beisammen stehen; ich lasse dahingestellt, ob man diese drei Zähne morphologisch mit dem Endblättchen und zwei Seitenblättchen anderer *Cytisus*-Arten vergleichen oder als verkümmertes Blatt mit zwei Nebenblättern auffassen will. Bei letzterer Deutung würden die Flügel als herablaufende Nebenblätter erscheinen, deren Aus-

dehnung dann eine, für die Gattung *Cytisus* ganz ungewöhnliche Steigerung erfahren hätte.

Der Querschnitt des Stengelflügels ergiebt einen isolateralen Bau. Die Epidermis ist sehr stark verdickt, die Spaltöffnungen sind tief eingesenkt. In den Kanten liegen Bastbündel. Das Chlorenchym besteht aus zwei bis drei Schichten kurzer, stellenweise etwas palissadenförmig gestreckter Zellen. In der Mitte liegt eine schmale, chlorophyllarme Gewebeschicht mit den Gefässbündeln, deren jedes einige Bastfasern besitzt.

Minder vielgestaltig als die Podalyrieen, erreichen doch auch die Genisteen eine grosse Mannigfaltigkeit in der Ausgestaltung ihres assimilirenden Apparats; dabei sind es gewisse, gleichsam feststehende Grundformen, denen das morphologische Gleichgewicht dieser Gewächse immer wieder zustrebt. Die Assimilationsorgane treten immer wieder in Plattenform oder in Binsenform auf, mögen sie von Blättern oder vom Stengel dargestellt werden; auch die eigenthümlichen assimilirenden Dornen von *Ulex* und von manchen *Genista*-Arten sind als eine Abart zum Binsentypus zu zählen. Dabei können Formen wie *Spartium junceum* und *Ulex europaeus*, auch mit *Laburnum* verglichen, ein assimilirendes Areal von beträchtlicher Ausdehnung hervorbringen.

Die plattenförmigen Stengel *(Genista sagittalis*, *Cytisus tridentatus*, *Bossiaea scolopendrina* und *phylloclada*) gewähren sicher einigen Schutz gegen die Nachtheile einer zu starken Bestrahlung. Die Binsenstengel pflegen als eine besonders günstige Anpassungsform an die aus einem trocknen Klima erwachsenden Gefahren angesehen zu werden. Dabei ist bemerkenswerth die grosse Verschiedenheit in der Ausbildung dieser Stengel bei verschiedenen Arten. *Spartium junceum* besitzt stielrunde, riefenlose Stengel, unter der einen Kreisumfang bildenden Oberhaut liegen in gleicher Höhe alternirend die Stereome und die breiteren Chlorenchymgruppen. Bei *Genista monosperma*, *Erinacea pungens*, *Cytisus purgans* u. a. m. ist der Stengel dagegen durch tief einschneidende Furchen gespalten, die Stereome liegen hier in den Rippen, das Chlorenchym um die Spalten herum; und die Bedeutung dieser in verschiedenen Gattungen wiederkehrenden Längsspalten des Stengels giebt sich darin zu erkennen, dass lediglich in diesen, noch dazu meist von lockeren Haaren erfüllten, tiefen Furchen die Spaltöffnungen liegen, welche daher in weitgehender Weise gegen übermässige Dampfentlassung ge-

sichert sind. Dabei darf aber nicht verkannt werden, das *Spartium junceum* ohne dies Schutzmittel gleichfalls in den heissen Mittelmeerländern vortrefflich gedeiht. Desgleichen mag hervorgehoben werden, dass *Ulex europaeus*, dessen eigentliche Heimath in der Bretagne und Normandie sowie in England zu suchen ist, trotz seiner Körperform Länder mit ausgesprochen feuchtem Seeklima bewohnt; man kann dies vielleicht erklärlich finden bei Zulassung der Hypothese, dass *U. europaeus* aus anderen, auf der iberischen Halbinsel wachsenden *Ulex*-Arten hervorgegangen ist, dass die letzteren ihre Körperform in Anpassung an ein dürres Klima ausgebildet haben, dass diese Gestalt aber bei Einwanderung von *U. europaeus* in das feuchte Westeuropa nicht verloren ging, weil diese Form, ohne ihrerseits zu Abänderungen beziehungsweise Rückschlagbildungen disponirt zu sein, ohne Nachtheil auch in einem feuchten Klima zu existiren vermag.

Unter den Blättern der Genisteen könnte man das dreizählige für die morphologische und phylogenetische Grundform halten. Gefiederte Blätter kommen in der Tribus überhaupt nicht vor, während sowohl das einfache Blatt sich durch Reduction, das fünf- und siebenzählige von *Lupinus* sich durch Steigerung aus dem Dreiblatt ableiten lässt. Wie ein dreizähliges zu einem einfachen Blatt wird durch Schwinden der Seitenblättchen, zeigt jeder Spross von *Cytisus scoparius*. Indessen ist doch zu beachten, dass am Sämling von *Ulex Welwitschianus* die epikotylen Erstlingsblätter einfach sind, erst auf sie dreizählige folgen. Würde die Phylogenie wirklich immer durch die Ontogenie recapitulirt, so würde dies zu dem Rückschlusse führen, dass der Grundtypus des Blattes ungetheilt sei.

Bemerkenswerth sind die früh abfallenden Laubblätter von *Spartium*, sowie mancher *Genista*- und *Cytisus*-Arten. Sie sind eine Anpassung an trockenes Klima, da die Pflanze bei Eintritt der heissen Jahreszeit sich dieser Verdampfungsflächen entledigt. Diese Blätter scheinen mir auch dafür zu sprechen, dass völlige Blattlosigkeit des Stengels phylogenetisch unmittelbar auf eine relativ gut ausgebildete Belaubung folgen kann, ohne dass eine allmähliche Verkümmerung der Spreiten stattgefunden hätte. — Im extremen Gegensatz zu diesen hinfälligen Blättern stehen die persistirenden, mit Bastfasern ausgerüsteten Nadelblätter von *Ulex* und *Cytisus stenopterus*; dazwischen die zahlreichen, normal im Spätherbst abfallenden, wie bei *Cytisus capitatus*, *Laburnum* u. s. w.

Für ein geographisches Centrum der Genisteen lassen sich

schwieriger Muthmassungen gewinnen als bei den Podalyrieen. Wenn die Mehrzahl der Genisteen um das Mittelmeerbecken wächst, so beweist dies nichts dafür, dass der Typus dort entstanden sei. Die ungeheure Mehrzahl der Podalyrieen findet sich in Australien, und doch war es, glaube ich, richtig, ihren geographischen Ausgangspunkt nach dem südöstlichen Asien zu verlegen. Auch bei den Genisteen wird man die Liparieen des Caplandes, die Bossiaeeen Australiens, das südamerikanische *Anarthrophyllum*, das Genus *Lupinus* u. a. m. sicher als abgeleitete Typen auffassen, und selbst unter den Spartieen ist keine Gattung, von der man nach morphologischem und geographischem Verhalten die übrigen Genera der Tribus abzuleiten vermöchte. Vielleicht dürfte man aber die Urform der Genisteen — denn an einem monophyletischen Ursprung derselben möchte ich nicht zweifeln — in einer Pflanze zu erblicken haben, welche wir, wenn sie noch existirte, in das Genus *Crotalaria* einzureihen geneigt wären. Crotalarieen finden sich in Australien, in Amerika, in Asien und Afrika; am Cap giebt es deren eine grosse Zahl. Bei ihnen variirt das dreizählige Blatt sowohl in der Richtung des einfachen, wie des fünf- und siebenzähligen, welches sonst nur bei *Lupinus* auftritt. Ferner zeigt der Stengel in gewissen Arten eine Tendenz zur Annahme der *Spartium*-Form mit kleinen Blättern und ruthenförmigen, assimilirenden Internodien, bei anderen Arten zur Flügelform; das morphologische Gleichgewicht gravitirt also innerhalb dieser Gattung nach jenen Extremen der Ausbildung der Assimilationsorgane hin, die für die Genisteen charakteristisch sind. Dennoch werden von den meist krautartigen *Crotalaria*-Arten selbst diese Extreme nicht erreicht. Aber sie zeigen mit den übrigen [redacted]

Pasteur und die alkoholische Gährung.

Von

E. Giltay in Wageningen.

Es ist keine seltene Erscheinung, dass die Arbeit wissenschaftlicher Personen bald sehr unterschätzt, bald über alle Schranken hoch angeschlagen wird. Bei Männern, die sich einmal zu grosser Berühmtheit empor zu arbeiten gewusst haben, ist dies vielleicht sogar öfters der Fall. Man will sie bisweilen selbst als fehlerfrei vorstellen und vergisst aus Bewunderung über ihr Schaffen auch ihre Arbeit kritisch zu betrachten.

In nicht geringem Grade gilt dies bisweilen für Pasteur. Dieser grosse Naturforscher hat gewiss über Mikrobiologie Arbeiten der höchsten Bedeutung veröffentlicht. Zweck dieser Zeilen ist durchaus nicht, zu versuchen, dies auch nur einigermassen zweifelhaft zu machen. Nur scheint es mir keine geringe Uebertreibung, wenn Duclaux in seinem vor Kurzem erschienen Aufsatz: „Le pouvoir ferment et l'activité d'une levure“ [1]) uns glauben machen will, dass eigentlich seit den Arbeiten Pasteur's über Alkoholgährung keine Fortschritte in dieser Richtung gemacht wären [2]).

Dies näher zu widerlegen, besonders in Bezug auf eine von Aberson und mir veröffentlichten [3]) und von Duclaux in dem erwähnten Aufsatz näher besprochenen Arbeit über Gährung, ist Zweck dieser Zeilen.

Bekanntlich hat Pasteur zuerst den Begriff „pouvoir ferment“ eingeführt und auf folgende Weise definirt.

Säen wir zunächst eine unwägbare Hefemenge in ein flaches Gefäss aus, welches in geringer Höhe mit zuckerhaltiger Nähr-

1) Annales de l'institut Pasteur, No. 2 u. 3, 1896.

2) l. c., p. 189.

3) Dr. E. Giltay und J. H. Aberson, Ueber den Einfluss des Sauerstoffzutritts auf Alkohol und Kohlensäurebildung bei der alkoholischen Gährung. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXVI, p. 543 ff.

lösung beschickt ist. Sobald die Hefe einen wägbaren Bodensatz gebildet hat, wird die Gährung eingestellt, und verschwundener Zucker und entstandene Hefe bestimmt. Unter diesen Umständen fand Pasteur, dass das Verhältniss der gebildeten Hefe zur verschwundenen Zuckermenge $\frac{1}{4}$ ist[1]).

Ueber diesen Gegenstand fügt er hinzu:

„Dans ces conditions la fermentation du sucre est des plus faibles, c'est presque le rapport auquel donnent lieu les moisissures aérobies vulgaires; l'acide carbonique qui se dégage est formé en grande partie par les combustions qui resultent de l'assimilation du gaz oxygène des moisissures. Elle n'est plus ferment pour ainsi dire, et il est sensible qu'il ne le serait plus du tout si l'on pourrait entourer chaque cellule isolément de tout l'air qui lui est nécessaire." [2])

Der Werth $\frac{1}{4}$ war der grösste, welchen Pasteur für obiges Verhältniss bekommen konnte. Je nachdem nun die Hefe weniger Sauerstoff aufnehmen kann, nimmt dieses Verhältniss ab, während zu gleicher Zeit ein grösserer Theil der verbrauchten Zuckermenge in Kohlensäure und Alkohol gespalten wird. Als er am Ende die Nährflüssigkeit vor der Hefeaussaat ihres Sauerstoffs beraubt und eine ältere Hefe darin aussäet, findet er, als die Gährung drei Monate gedauert hat, dass 0,255 g Zucker verschwunden ist. Der Werth des erwähnten Verhältnisses beträgt jetzt $\frac{1}{176}$. Hierüber bemerkt Pasteur des Weiteren: „La levure dans cette expérience s'était developpée si péniblement, à cause des conditions de son origine, qu'elle était de toute taille. Il y avait de grosses et longues cellules tubuliformes, les unes d'aspect très vieux, très granuleux, les autres plus translucides. Toutes pouvaient passer pour des

[redacted]

bestimmte er in verschiedenen Fällen, wieviel Hefe und wieviel Alkohol gebildet wird, aber wieviel Kohlensäure zu gleicher Zeit auftritt, wird nicht untersucht. Bei anderen Experimenten wird wohl die während einer Gährung absorbirte Sauerstoffmenge untersucht, bei diesen fand aber wieder keine Alkoholbestimmung statt[1]).

Es fehlt also die experimentelle Grundlage zu der erwähnten Behauptung Pasteur's; ich kann aber weitergehen und behaupten, dass letztere unrichtig ist.

Um dieses darzuthun, genügt es hinzuweisen auf die von Aberson und mir veröffentlichte, oben erwähnte Abhandlung, wo Versuche beschrieben sind, bei welchen Alkohol und Kohlensäurebildung, Hefevermehrung und Zuckerverbrauch bei derselben Gährung bestimmt wurden. Unter allen auf p. 560 und 570 erwähnten, unter sehr starker Luftdurchleitung stattfindenden Kulturen ist nicht eine, wo nicht bei weitem der grösste Theil des Zuckers in Alkohol und Kohlensäure gespalten wurde. Besonders möge noch erwähnt werden die Kultur vom 10. Mai (p. 578), wo das Verhältnis zwischen gebildeter Hefe und verbrauchter Zuckermenge $\frac{0,384}{1,499} = \frac{1}{3,90}$, also noch etwa grösser war als im Maximalfall Pasteur's ($^1/_4$), und wo dennoch die Hefe durchaus nicht wie ein Fadenpilz gelebt hatte, denn nur ungefähr 15 % des verbrauchten Zuckers könnte hier verbrannt sein, und noch reichlich 60 % hat die Spaltung in Kohlensäure und Alkohol erfahren.

Wenn also Pasteur behauptet bei Sauerstoffüberfluss lebe die Hefe wie ein gewöhnlicher Pilz und der grösste Theil des organischen Materials werde einfach verbrannt, dann ist er in Widerspruch mit den Thatsachen. —

Ich gehe jetzt dazu über zu sehen, ob man mit Pasteur fortfahren darf, bei Sauerstoffabschluss eine Hefe als von grösserem „pouvoir ferment“ zu betrachten.

Es ist nicht zu verkennen, dass bei Sauerstoffabschluss die Hefe mehr ausschliesslich so lebt, dass sie den Zucker in Kohlensäure und Alkohol spaltet. In soweit lebt sie in diesem Fall mehr ausschliesslich als Ferment. Es scheint mir jedoch widernatürlich, zu sagen, sie habe dann das grösste „pouvoir ferment“. Denn offenbar will „pouvoir ferment“ nichts anderes sagen, als Vermögen durch Fermentleben (von ferment und pouvoir). Und das Charakteristische im Fermentleben der Hefe ist doch, dass sie Zucker in Kohlen-

1) p. 249 des Etudes sur la bière.

säure und Alkohol spaltet. Um zu sehen, was eine Hefe in dieser Hinsicht an einem gewissen Augenblick vermag, müsste man streng genommen sehen wie viel Zucker in der nächsten Zeitdifferentiale die Spaltung in Kohlensäure und Alkohol erfährt. Weil dies aber nicht möglich ist, könnte man — wie wir es versucht haben — Gährungen von kurzer Dauer untersuchen, für die thätig gewesene Hefe die mittlere Hefemenge nehmen und bestimmen, wie viel Zucker in der Zeiteinheit von der Hefeeinheit zersetzt wird.

Pasteur bezieht aber das Maass der Alkoholbildung statt auf die Zeit worin dies geschah, auf die Hefevermehrung, welche dabei stattfand.

Dieses Verfahren wäre gleichgültig, wenn die Hefe sich immer in einer gewissen Zeit in demselben Maasse vermehrte. Aber was sehen wir? Dass eine Hefe, deren Lebensfunctionen sehr träge verlaufen, die sich in Verband damit sogar monströs entwickelt, auch sehr träge sich vermehrt und dass viel Zucker zerlegt ist, bevor sie eine gewisse Vermehrung erfahren hat. Sagten wir zuviel, als wir behaupteten, es sei widernatürlich in einem solchen Fall von einem sehr grossen „pouvoir ferment" zu sprechen. Mir erscheint es doch viel eher auf das Entgegengesetzte eines Vermögens hin zu deuten, wenn in der Zeiteinheit weniger Stoff gespalten wird, wenn es lange dauert, bevor gewisse Vermehrung stattgefunden hat, wenn nur in Verband mit der langen dazu verwendeten Zeit viel Stoff gespalten ist, bevor gewisse Vermehrung stattgefunden hat. Wollte man der Ansicht Pasteur's folgen, dann käme es auf dasselbe heraus, als wenn man von einem schwachen, kränklichen [redacted]

zu. Um dies nachzugehen, besprechen wir die einzelnen Theile derselben gesondert.

Hauptsächlich, meint Herr Duclaux, wäre es in Sauerstoffkulturen nicht möglich, die Menge des Zuckers, welche verbrannt wird, zu bestimmen. Die Hauptschwierigkeit wäre die, dass die Hefe sich dann stark vermehrt und dabei eine Zuckermenge gebraucht, über welche man nichts weiss, so dass, wenn ein Uebermaass an Kohlensäure gefunden wurde, verglichen mit der Menge, die bei der Gährung entstanden sein muss, man nicht weiss, auf welchen Theil des Zuckers sich dieser Ueberschuss der Kohlensäure bezieht.

Nehmen wir vorläufig an, dass diese Schwierigkeit besteht. Bezieht sich dieselbe jedoch auf den Hauptfehler, den wir in den Arbeiten Pasteur's gemeint haben, nachweisen zu müssen? Pasteur zeigt, dass die Hefe bei Sauerstoffzutritt viel Sauerstoff verbraucht. Er folgert hieraus, sie habe wie ein gewöhnlicher Schimmel gelebt. Aber er unterlässt, den gleichzeitig gebildeten Alkohol zu bestimmen. Wie viel Zucker der Pilz zu seiner Vermehrung dabei verbraucht hat, ist zunächst gleichgültig. Zur besseren Einsicht in die Sache greife ich noch ganz willkürlich eine unserer Luftkulturen heraus, und zwar jene vom 19. April, bei welcher fortwährend fast reiner Sauerstoff durchgeleitet wurde. Bei dieser entstand eine Alkoholmenge, welche nach der gewöhnlichen Gleichung 73% des verbrauchten Zuckers entspricht; und Aehnliches sehen wir bei allen Luftkulturen. Doch hätte nach Pasteur die Hefe nahezu wie ein gewöhnlicher Fadenpilz gelebt, d. h. es sollte fast kein Alkohol entstanden sein. Dies kann man jedenfalls folgern, abgesehen von aller zu seiner Vermehrung verbrauchter Zuckermenge. Wenn also unsere Versuchsanordnung und Analysen richtig sind, ist die betreffende Ansicht Pasteur's unrichtig.

Aber Herr Duclaux meint weiter, auch die Alkoholbestimmung sei sehr unsicher. Der bedenklichste Fehler sei in der Verdampfung des Alkohols gelegen. Man könne zwar die Hauptmasse mittels eines Kühlers zurückhalten, aber es entweiche doch etwas, und dies werde zum Theil in den Kaliröhrchen zurückgehalten.

Es ist dies ein unverkennbarer Beweis, wie ungenau Herr Duclaux unsere Abhandlung gelesen hat. Gewiss würde eine Versuchsanordnung, wie Herr Duclaux zu meinen scheint, dass die unsrige gewesen ist, zu sehr wenig genauen Resultaten führen, und zwar zu noch viel weniger exacten, wie Herr Duclaux sich

vorzustellen scheint. In dem erwähnten Versuche z. B. enthielt die Luft bei ihrem Austritt aus dem Kühler ein Gewicht von 0,339 g an Alkohol und Wasser, welches an die Röhrchen mit Kaliumhydroxyd abgegeben werden könnte. Herr Duclaux hat aber einfach übersehen, dass der Luftstrom, bevor er in die Kaliröhrchen kommt, eine Reihe Schwefelsäureröhrchen zu durchsetzen hat, worin aller Alkohol und alles Wasser absorbirt wird. Doch steht p. 553 unserer Abhandlung, in der Beschreibung der Versuchsanordnung ganz deutlich: „Zunächst kam sie (die Luft) in einen grossen Kühlapparat zum Zurückhalten der ersten Alkoholmenge, und dann in die Absorptionsröhren. Diese bestehen zunächst aus vier U-Röhrchen mit Schwefelsäure, die mit sehr fein eingeschliffenen Glashähnen geschlossen sind.“ Und desweiter auf p. 576 bei der Beschreibung der Versuche des zweiten Jahres: „Das aus dem Kühler kommende Gas streicht nun zunächst durch ein Gestell mit vier Schwefelsäureröhrchen“ u. s. w. Weil wir uns durch separate Wägungen der einzelnen Röhrchen davon überzeugt haben, dass vier Exemplare derselben zum Zurückhalten von Wasser und Alkohol vollkommen genügten, sind also unsere Alkoholbestimmungen genau.

Sollte die Ursache der erwähnten Aeusserung des Herrn Duclaux diese sein, dass er sich nicht erinnerte, dass Schwefelsäure auch Alkohol zurück hält, dann hätte doch p. 554 unserer Schrift ihm dies in das Gedächtniss zurückrufen sollen, wo bei der Alkoholbestimmung gesagt wird, dass die alkoholhaltige Kulturflüssigkeit und der Inhalt der Schwefelsäureröhrchen gesondert destillirt wurde, letztere unter Hinzufügung von Kali.

Ich möchte aber auf die Stelle von der Vermehrung der Hefe und von der Zuckermenge, die zu dieser Function verbraucht wird, zurückkommen.

Wir haben nicht behauptet, dass wir Gewissheit darüber hätten, dass der Zucker genau so und nur so verbraucht wird, wie wir uns vorstellten. Nur haben wir gesagt (p. 561), dass es uns sehr wahrscheinlich sei, dass nur wenig des verbrauchten Zuckers in anderer Weise zersetzt wurde. Wir sagten dies, weil wir ja einen Factor mit in Betracht haben ziehen können, welcher, soweit uns bekannt, von keinem unserer Vorgänger berücksichtigt wurde. Wir haben nämlich von jeder Lufkultur Hefevermehrung, Alkoholbildung, Kohlensäurebildung und Zuckerverbrauch gesondert bestimmt. Wir nahmen dann, als wir Resultate zu bekommen anfingen, und weil

vorläufig einige Wahrscheinlichkeit für diese Voraussetzung vorlag, zunächst an, 1. dass die Alkoholbildung nach der gewöhnlich dafür angegebenen Gleichung $C_6H_{12}O_6 = 2\,CO_2 + 2\,C_2H_5OH$ stattfand; 2. dass die Einwirkung des Sauerstoffs, wenigstens was die Endglieder betrifft, von der gleichfalls bekannten Gleichung $C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2 = 6\,CO_2 + 6\,H_2O$ vorgestellt wird; 3. dass die Trockensubstanzvermehrung wenigstens zunächst die Folge einer Zuckeraufnahme ist; wie wir uns letzteres vorstellen können, möge im Original p. 562 und 563 nachgeschlagen werden. Es zeigte sich nun, dass die Zuckermenge, die nach der gefundenen Kohlensäure und Alkoholquanten und nach der Hefevermehrung zerlegt sein müsste, mit dem verschwundenen Zucker fast genau übereinstimmt. In einem der Fälle ist ja die Differenz nur 2 %, in zwei Fällen liegt dieselbe zwischen 1,2 und 1,5 in allen übrigen ist sie geringer als 1 %. Wir geben gern zu, dass es möglich ist, dass der Zucker in anderer als der von uns angenommenen Weise zerlegt wurde, glauben aber, dass dies nur in geringem Grade der Fall gewesen sein wird, denn sonst müssten sich die Abweichungen immer so compensiren, dass die Summen der verbrauchten Zuckerprocente wieder fast genau 100 geben. Für einen Fall ist dies schon denkbar, auch für mehrere unter genau denselben Umständen genommen, so dass die Gährung und die begleitenden Erscheinungen in genau derselben Weise erfolgen. Für Experimente, die unter sehr verschiedenen Umständen angestellt wurden, erscheint mir dies jedoch kaum denkbar. Es ist, glaube ich, also sehr begreiflich, dass wir definitiv annahmen, der Zuckerverbrauch finde wirklich in der von uns gedachten Weise statt, oder die Abweichungen seien nur gering. Will Herr Duclaux dies nicht thun, so steht ihm dies selbstverständlich frei, wie es uns frei steht die erwähnte Voraussetzung zu machen und die Deductionen daraus abzuleiten. Ich glaube aber, man hat Folgerungen aus Prämissen gemacht, zu welchen weniger Veranlassung vorlag.

Herr Duclaux hebt noch besonders hervor, dass wir eventuell gebildetes Glycerin und Bernsteinsäure nicht genügend beachtet haben.

Dass wir nur sehr wenig dieser Substanzen gefunden haben, ist für Herrn Duclaux von wenig Bedeutung. Es sei ja möglich, dass sie gebildet wären, aber nicht schnell genug in die umgebende Flüssigkeit diffundirten und sich so der Analyse entzogen haben.

In Betreff dieser Sache kann jedoch Herr Duclaux ruhig sein, denn die Hefe wurde gekocht und zwar ziemlich lang, weil sie sich sonst nicht gut filtriren lässt. Unter diesen Umständen sollten doch Glycerin und Bernsteinsäure in die umgebende Flüssigkeit diffundiren. Thun sie dies nicht, dann ist es ein Beweis, dass sie fest gebunden sind, also dass es eigentlich kein Glycerin und Bernsteinsäure mehr sind. Sie fallen dann unter die Trockensubstanz der Hefezelle. Herr Duclaux vermag weiterhin nicht einzusehen, wie die kurze Dauer unserer Versuche die Menge beeinflusst haben kann, worin diese Stoffe gebildet wären, wie wir meinten annehmen zu müssen. Doch haben wir in unserer Abhandlung schon darauf hingewiesen, dass in den Pasteur'schen Versuchen es sich öfters um Gährungen handelte, bei welchen schliesslich aller Zucker verbraucht wurde, was bei unseren Experimenten niemals der Fall gewesen ist, während auch nach Garnier mehr dieser Substanzen entstehen, je nachdem die Hefe mehr erschöpft ist, was in unseren Kulturen gerade wegen ihrer kurzen Dauer und wegen des nicht totalen Verbrauchs des Zuckers gleichfalls niemals vorkam. Ich kann aber jetzt noch ein wichtiges Argument hinzufügen, dass uns zwar noch nicht bekannt war, als wir die Abhandlung veröffentlichten, aber das Herr Duclaux gekannt haben muss, als er seine Kritik schrieb. Herr Duclaux hat nämlich der Pariser Akademie eine Abhandlung von Herrn Effront angeboten[1]), in welcher die Bildung von Glycerin und Bernsteinsäure in verschiedenen Versuchsstadien näher besprochen wird; es zeigt sich, dass die Bildung dieser Stoffe im Anfang der Gährung sehr schwach ist. Nach 24stündiger Gährung fand Herr Effront bei seiner Hefe auf 100 g verschwun-

[redacted]

gleichbar. Aber hat Herr Duclaux sich wohl vorgestellt, welch' verwickelter Apparat schon für einen Versuch nothwendig ist und wieviel Aufmerksamkeit schon ein Experiment besonders in Betreff der fortwährenden Regulirung des Gastromes erfordert? Die Stärke des letzteren wurde immer in Bezug auf das Schäumen der Flüssigkeit an der Grenze des noch Zulässigen genommen; es zeigte sich sogar, dass es Hefesorten giebt, die so stark schäumen, dass sie nicht einmal verwendet hätten können.

Herr Duclaux folgert aus den diesbezüglichen Versuchen, dass die Kohlensäuremenge, die mehr gebildet wurde als in Begleitung des Alkohols nach der gewöhnlichen Gleichung hätte entstehen müssen, in unseren Gaskulturen wenig verschieden ist: „En d'autres termes la puissance de combustion de la levure n'augemente que dans une faible mesure avec le titre en oxygène du gaz mis à sa disposition.“ Herr Schützenberger hatte schon gefunden, dass das Athmungsvermögen der Hefe nicht von dem Oxygenquantum in der umgebenden Flüssigkeit abhängt. Meiner Meinung nach ist dies die Folge davon, dass Herr Schützenberger keine genügend extremen Fälle untersucht hat, sonst wäre ihm, glaube ich, nicht entgangen, dass diese Abhängigkeit dennoch existirt. Vergleichen wir noch einmal unsere mit gewöhnlicher Luft und mit nahezu reinem Sauerstoff angestellten Versuche. Wir fanden für die Zuckermengen, die von einem Hefegewicht 1 während der Versuchsdauer oxydirt wurden für die beiden Versuche mit gewöhnlicher Luftdurchleitung 0,04 und reichlich 0,04, wobei jedoch letztere Zahl sich auf viel längere Versuchsdauer bezieht, während die Versuche unter Oxygendurchleitung dafür 0,12, 0,08 (für etwas kürzere Versuchsdauer als gewöhnlich) und 0,09 ergaben. Sind nur diese Unterschiede geradezu „faible“ zu nennen?

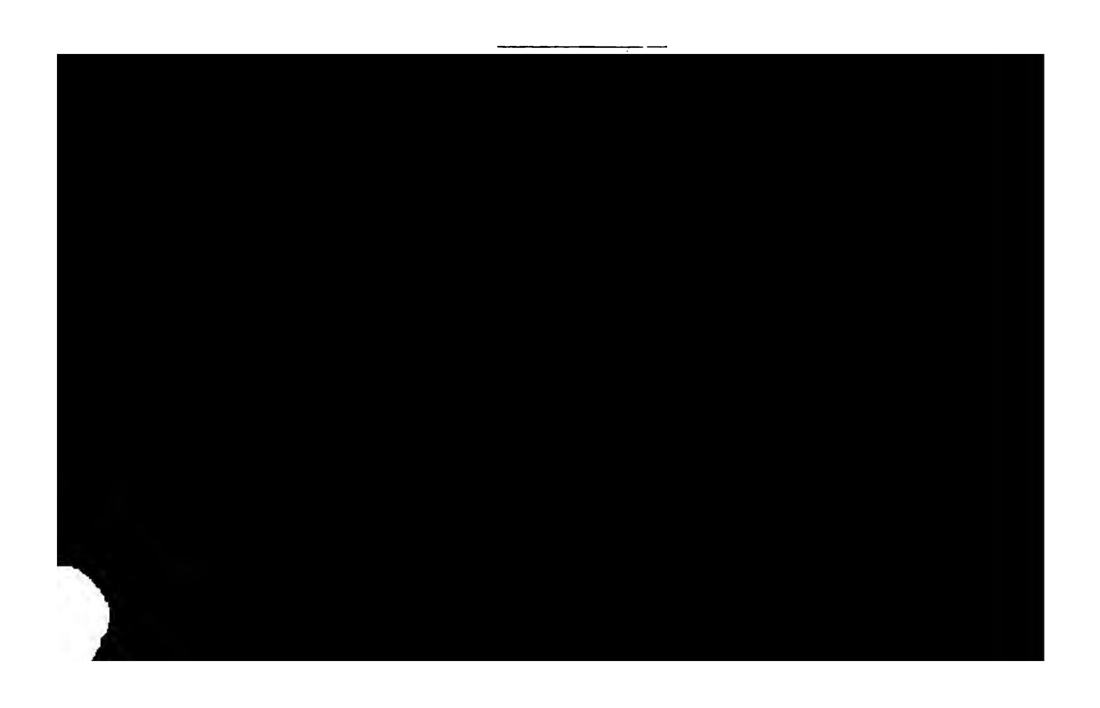
Es erübrigt noch einen Punkt der Kritik des Herrn D. zu besprechen. Er behandelt auch unsere Experimente, bei denen wir der Hefe als organische Nahrung nur Alkohol geboten hatten, und aus der Gewichtzunahme der Alkaliröhrchen ableiteten, dass die Hefe Alkohol verbrannt haben muss. Es stimmte ja die gebildete Kohlensäuremenge bis auf Weniges mit dem Quantum dieses Gases, welches bei gewöhnlicher Verbrennung aus dem verschwundenen Alkohol hätte entstehen können; die Hefe hatte ihr Trockengewicht nur wenig geändert. Hierüber sagt Herr D.: „Ce fait serait des plus importants et constituerait une découverte de premier ordre s'il était démontré. Malheureusement il ne l'eût été que, si MM.

Giltay et Aberson s'étaient demandé si, par hasard, la perte d'alcool et l'augmentation de poids de leurs tubes à potasse, n'étaient par dues à l'alcool entraîné par le courant d'air qu'ils faisaient circuler dans leurs vases."

Diese Bestreitung findet ihre Ursache einzig und allein in dem oben schon angewiesenen Fehler des Herrn D., dass er nicht darauf geachtet hat, dass in unseren Versuchen kein Alkohol die Kaliröhrchen erreicht haben kann, weil die letzten Spuren dieses Stoffes von den vier Schwefelsäureröhrchen zurückgehalten wurden. Auch dieser Einwurf entbehrt somit allen Grund.

Hiermit sind, wie ich glaube, alle Punkte in Herrn D.'s Kritik besprochen. Im Gegensatz zu Herrn Duclaux glaube ich also behaupten zu können, dass unsere Arbeit dazu beigetragen hat, das Falsche in der Auffassung Pasteur's deutlich zu machen und dass dieselbe auch ohnehin die Bedeutung des Sauerstoffs für die Gährung etwas aufgeklärt haben möchte.

Ich betrachte dies wenigstens als einen der Fortschritte, die seit den Arbeiten Pasteur's gemacht sind. Ein weiterer Fortschritt wird der sein, dass gleichzeitig auch die Oxygenmenge, die die Hefe bei ihrem Leben verbraucht, bestimmt wird.



Zur Kenntniss der Lebensthätigkeit einiger chilenischen Holzgewächse.

Von

Karl Reiche.

Die Untersuchungen, über welche im Folgenden berichtet werden soll, sind als eine Ergänzung und Erweiterung des biologischen Theiles meiner Arbeit über die „Vegetationsverhältnisse am Unterlaufe des Rio Maule“ [1]) zu betrachten. Die ihnen zu Grunde liegenden Beobachtungen erstrecken sich auf die Jahre 1890—1895, mit Ausnahme von je 1—2 Sommermonaten, welche ich nicht in Constitucion verlebte; doch ist dieser Ausfall nicht von wesentlicher Bedeutung.

Mein Beobachtungsmaterial entstammt ausschliesslich der Flora meines damaligen, unter 35° lat. mer. gelegenen Wohnortes; es ist Jahr aus Jahr ein derselben Oertlichkeit, einem mit dichtem Buschwald bestandenen Thale der Küstencordillere entnommen, um Objecte vergleichen zu können, die unter annähernd gleichen Vegetationsbedingungen gewachsen waren; die in monatlichen Intervallen vorgenommene Untersuchung bürgte dafür, dass irgendwie bedeutungsvolle Momente in der jährlichen Periode jener Gewächse nicht übersehen wurden; auch ist die Zahl der untersuchten Exemplare so gross, dass individuelle Verhältnisse als solche erkannt werden konnten. Jedoch wurden einer systematisch durchgeführten Prüfung nur eine verhältnissmässig kleine Anzahl von Bäumen und Gebüschen unterworfen, während zahlreichere andere nur mehr gelegentlich zur Controle herangezogen wurden.

Der jeweilige Zustand des Holzkörpers wurde an 1—3jährigen Zweigen festgestellt; die entnommenen, meist daumenstarken Stücke wurden in möglichst frischem Zustande untersucht, weil es mir schien, dass ein längeres Liegen resp. Trocknen der Proben ein

1) Engler's Jahrbücher, XXI (1895), p. 33.

Fortschreiten des Verholzungsprocesses zur Folge hatte, was natürlich über den Grad der Holzbildung beim Absägen des Zweiges hätte täuschen können. Als Reagens auf Holz habe ich Anilinsulfat verwandt, da keiner der betreffenden Holzkörper eine so stark gelbe Eigenfarbe hatte, dass die Reaction undeutlich geworden wäre.

Systematisch angelegte Untersuchungen über die Biologie der Holzgewächse sind bisher nur spärlich vorhanden. Zwar sind innerhalb der letzten Jahre in Deutschland zahlreiche Arbeiten erschienen, welche sich mehr oder minder direct mit dem Problem der Bildung der Jahresringe und dem Gehalt des Holzes an plastischen Stoffen beschäftigen; für ausserdeutsche Gebiete ist mir nur die Arbeit von Areschong über „die Organisationsverhältnisse und Biologie arktischer Bäume“[1]) bekannt geworden. Es ist aber klar, dass aus je zahlreicheren und verschiedenartigeren Gebieten solche Studien vorliegen, eine um so breitere und sicherere Basis geschaffen wird, um jene oben genannten, oftmals äusserst verwickelten Probleme zu lösen; es unterliegt wohl kaum einem Zweifel, dass die gesammte Physiologie der Holzgewächse zum Theil einen ganz anderen Anblick erhalten, d. h. von anderer Fragestellung aus zu anderen Resultaten gekommen wäre, wenn nicht immer nothgedrungen mitteleuropäische Gewächse als Ausgangspunkte der Untersuchung gedient hätten. So vermögen vielleicht die folgenden Darstellungen in dem einen oder anderen Punkte Anregung zu weiteren Studien zu geben, wenn sie auch mit bescheidenen Mitteln und von einem einzigen, meist auf anderen Gebieten der Botanik thätigen Beobachter ausgeführt, noch sehr des weiteren Ausbaues bedürfen. —

Zur richtigen Würdigung der im Folgenden zu schildernden Lebenserscheinungen einiger Holzgewächse ist es unerlässlich, einige Angaben über die klimatischen Verhältnisse voraus zu schicken, denen sie ausgesetzt sind. Diese müssen als subtropisch und dabei von der Nähe des Meeres beeinflusst gelten. Von Jahreszeiten ist nur eine regenfreie (am Anfang und Ende regenarme) und eine regenreiche Zeit zu unterscheiden; erstere umfasst ungefähr October bis April, letztere Mai (oder Juni) bis September; doch ist an klaren Octobernächten der Thaufall ein so ausgiebiger, dass das gebildete Wasser reichlich von den Dächern abtropft. Die Temperatur sinkt nur im Juli gelegentlich so tief, dass es vor Sonnenaufgang zur Reifbildung an exponirten Punkten kommt; die höchsten

1) Engler's Jahrbücher, IX (1887).

Sommertemperaturen bewegen sich zwischen 30—40° C. im vollen Sonnenschein und bei Windstille. Der Südwestwind weht während des Sommers jeden Nachmittag und oftmals mit sturmartiger Stärke; seiner austrocknenden Wirkung ist es in erster Linie zuzuschreiben, dass, zumal in der Nähe der Küste, viele Pflanzen eine nur kurze Vegetationsdauer haben, und die Gebüsche eine an Knieholz erinnernde Form annehmen. — Eintritt und Schluss der im Folgenden behandelten Lebenserscheinungen einiger Bäume und Sträucher gelten natürlich nur für die klimatischen Bedingungen der betreffenden Provinz und, sofern nicht anders bemerkt, für 2—3jährige Zweige.

I. Biologische Charakteristik ausgewählter Holzpflanzen.

1. *Drimys Winteri* Forst.

Der Baum erreicht im Gebiete nur mässige Höhe (2—4 m) und findet sich häufiger als Busch, stets auf Standorten, welche das ganze Jahr hindurch feucht bleiben. Seine Blätter sind immergrün, lederig, glänzend. Die Knospen stehen terminal und sind aus grossen, rothen Schuppen zusammengesetzt; sie enthalten entweder nur Blätter oder Blüthenstände und sind im letzteren Fall weit dicker; im Centrum der rispigen Inflorescenzen wird eine Knospe angelegt, welche schliesslich das Längenwachsthum des Sprosses fortsetzt. Die jungen, noch dünnen, gelbgrünen oder röthlichen Blätter besitzen einen ausserordentlich starken, fast spiegelnden Glanz. — In Südchile (Valdivia, Llanquihue), wo bekanntlich die Regen über alle Jahreszeiten vertheilt sind, werden keine geschlossenen Knospen gebildet, sondern der neue Trieb beginnt mit schuppenförmigen Niederblättern, welche den Knospenhüllen entsprechen. Die am Ende der Vegetationsperiode gebildeten Laubblätter des Sprosses sind kürzer und schmäler als die zuerst entstandenen. Die Rinde der Zweige bleibt lange grün (oder roth); dann tritt ausgiebige Peridermbildung ein, aber ohne dass die nunmehr braune Rinde zunächst ihre glatte Beschaffenheit verliert.

Die Blüthezeit beginnt im Juni, das Austreiben der neuen Sprosse und Blätter meist im September. Die Früchte reifen im December und Januar, und von den ± zahlreichen apocarpen Ovarien gelangen immer nur einige wenige zur Entwickelung. — Das Dickenwachsthum beginnt seine Thätigkeit im (August oder)

September und schliesst sie im März; doch scheinen beide Termine manchmal weiter auseinander zu rücken, da in Folge seines gleichmässig feuchten Standortes der Baum keinem beträchtlichen Wechsel der äusseren Lebensbedingungen ausgesetzt ist. Im Juni und Juli, in welchen Monaten das Dickenwachsthum gänzlich erloschen ist, zeigen selbst die noch grünen, saftigen, in der vorhergehenden Periode gebildeten Sprosse keine Spur von Thätigkeit im Cambium ihrer noch nicht miteinander interfasciculär verbundenen Bündel. Der Stärkegehalt des Holzes ist während der Ruheperiode des Dickenwachsthums ein Maximum und verringert sich zur Zeit der energischen Thätigkeit des Cambiums; doch scheinen diese Verhältnisse Schwankungen zu unterliegen, welche mit der schon erwähnten gleichförmigen Lebenslage zusammenhängen. Aus ihr erklärt sich auch die wenig scharfe Abgrenzung der Zuwachszonen; zum Theil ist sie schon dadurch bedingt, dass das Holz bekanntlich keine Gefässe besitzt, deren verschiedene Vertheilung und wechselndes Lumen zur Abgrenzung jener Zonen dienen könnte[1]). So bleibt für diesen Zweck nur der Unterschied im Radial- und Tangential-Durchmesser der Holzzellen, aber dieser letztere nimmt gegen das Erlöschen des Dickenwachsthums so langsam zu, dass man bei Betrachtung eines Querschnittes unter starker Vergrösserung, wobei man also nur ein sehr kleines Gebiet überschaut, das Vorhandensein der Grenze oft nur schwer constatiren kann. Ich werde hier und im Folgenden derartige Hölzer mit breiter, aus allmählich radial verkürzten und darauf ebenso allmählich wieder tangential verbreiterten Elementen bestehender Zone als Hölzer mit Streifenzone bezeichnen und sie denen mit Linienzone gegenüberstellen, in welehen die Jahresgrenze scharf, durch den grosszelligen Jungzuwachs bedingt, wahrzunehmen ist (beispielsweise die Kiefer). — Manchmal sind die Jahresringe durch das Auftreten brauner Inhaltsmassen in den Tracheïden und Markstrahlen des Herbstholzes gekennzeichnet. — Einmal wurde (im December) beobachtet, dass im Jungzuwachs sich Inseln von Tracheïden befanden, deren radialer Durchmesser nur die Hälfte von dem der umgebenden betrug; solche locale Schwankungen der Wachsthumsenergie sind sicherlich sehr schwer zu verstehen, nehmen aber gerade bei diesem Baume nicht besonders wunder, da bei ihm auch die Ausbildung der Jahresgrenzen von sehr verschiedener Deutlichkeit ist.

1) Vergl. E. Strasburger, Bau und Verrichtung der Leitungsbahnen in der Pflanze; p. 162, wo auch die Anatomie des Holzes eingehend dargestellt ist.

2. *Psoralea glandulosa* L.

Der unter dem Namen „Culen“ in der chilenischen Volksmedicin als *Febrifugum* in hohem und, wie es scheint, verdientem Ansehen stehende Papilionaceen-Busch ist ein Bewohner feuchter Standorte. Er gehört zu den in einem subtropischen Klima nicht allzu seltenen Holzpflanzen, welche mit gleichem Rechte als sommer- und als immergrün bezeichnet werden können, da sie gegen den Winter einen grossen Theil der Blätter verlieren; doch scheint dies nach Individuen und Standort in verschieden hohem Grade der Fall zu sein. Knospenschuppen werden nicht gebildet, sondern die jungen, beblätterten Triebe brechen Ende August und September aus den Achseln der vorjährigen Blätter und den Zweigspitzen hervor; im November und December entfalten sie Trauben blauer Schmetterlingsblüthen. Das Dickenwachsthum beginnt nach Entfaltung der jungen Blätter im September oder October; sein Erlöschen fällt in den März oder April. Das Holz ist von grüner Farbe; sein Bau in den wesentlichen Zügen bereits bekannt.[1]) Die Libriformzellen sind stark verdickt; das Holzparenchym ist reichlich entwickelt und bildet Inseln zwischen den weiten Gefässen mit deutlicher Hoftüpfelung und runder Perforation. Die Markstrahlen sind mehrere Zellreihen breit. Nach Saupe sind keine Jahresringe zu bemerken; ohne die Richtigkeit dieser Angabe in dem von genanntem Autor beobachteten Falle bestreiten zu wollen, habe ich im Zuwachs Jahresgrenzen constatiren können, welche in erster Linie auf dem Gegensatz in der Grösse der Gefässe beruhten und ihrer mehr zerstreuten Lagerung im Frühlings-, mehr tangentialen Lagerung im Herbstholz. Die tangentiale Streckung der Libriformzellen ist als ein weniger deutliches und sicheres Kennzeichen der Herbstholzlagen zu betrachten. Die Grenze ist eine Linienzone.

Während der Ruheperiode enthält das Holz reichliche Stärkemengen, welche zugleich mit der neu gebildeten Stärke während des energischen Dickenwachsthums, zumal während der Blütheperiode, wieder gelöst wird; doch findet dies ja nach den Individuen in verschieden hohem Grade statt. Der jüngste, gerade in Ausbildung begriffene Holztheil enthält, wie auch bei anderen Holzpflanzen constatirt und leicht begreiflich ist, keine Stärke.

---

1) Saupe, Der anatomische Bau des Holzes der Leguminosen und sein praktischer Werth. Flora 1887. Separatabdruck, p. 28.

3. *Persea Lingue* Nees.

Während der *Lingue* (Lauracee) weiter nach Süden zu als stattlicher Baum auftritt, dessen Rinde zum Gerben ausgiebige Verwendung findet — so dass alte Exemplare dieses Baumes in manchen Gegenden schon selten werden —, tritt er in der Provinz Maule meist nur als ± hoher Busch auf. Er flieht allzu trockene und allzu feuchte Standorte und findet sich daher meist im Verein mit anderen in dicht geschlossenen Beständen, in welchen der Boden, eben des dichten Bestandes wegen, nie in besonders hohem Grade austrocknet. Die Blätter sind breit, lederig, immergrün, oberseits dunkel, unterseits bleichgrün und die Ränder häufig etwas nach unten eingerollt. Knospenschuppen werden nicht gebildet, die jungen Blätter entfalten sich, in hellbraunen Wollfilz gekleidet, im September; die Haarbekleidung ist an ausgewachsenen Blättern nur noch auf der Unterseite zu finden. Die Blüthen entwickeln sich an den in der betreffenden Vegetationsperiode gebildeten Sprossen; sie stehen in Cymen zusammen, sind klein, gelb und die Perigonzipfel aussen dicht behaart. Die schwarzblauen, mit einer nur dünnen fleischigen Aussenschicht ausgestatteten Drupae reifen im März und April. Die grüne, an älteren Zweigen oftmals dunkel marmorirte Rinde bleibt lange Zeit glatt.

Das Dickenwachsthum beginnt im September oder October und schliesst im März oder April. Das Holz, wenigstens der zur Untersuchung verwendeten daumenstarken Aeste ist weich und von weisser Farbe; seine Markstrahl- und Libriformzellen sind nur wenig verholzt, dagegen die Wandungen der Gefässe in normaler Weise. Die Markstrahlen sind schmal, meist einreihig; das Holzparenchym in der Umgebung der Gefässe entwickelt. Die Zuwachszonen sind durch tangential gestreckte, dickwandigere Libriformzellen und durch kleinere Gefässe gekennzeichnet, so dass die Zuwachse scharf durch Linienzonen von einander getrennt sind. Stärke ist, wenn auch in wechselnder Menge, in allen Monaten vorhanden; es scheint, dass nach Abschluss des Dickenwachsthumes ein wenn auch nicht überall gleich stark ausgeprägtes Stärkeminimum stattfindet.

4. *Aristotelia Maqui* L'Hérit.

Der *Maqui*, eine Elaeocarpacee, tritt im Gebiet nur als Busch auf, kommt aber weiter nach Süden auch baumförmig vor. Die

Gestalt seiner Blätter ist ziemlich variabel, so dass Miers daraufhin mehrere Arten aufgestellt hat; doch können sie unbedenklich in eine zusammengefasst werden. Allerdings kommen auch Unterschiede in der Färbung der stets glatten Rinde vor, insofern sie grau oder schwarz ist; sollte es sich herausstellen, dass bestimmte Blattformen gewissen Färbungen der Rinde entsprechen, was weitere Beobachtungen lehren müssen, so wäre doch vielleicht die Aufstellung von Unterarten gerechtfertigt.

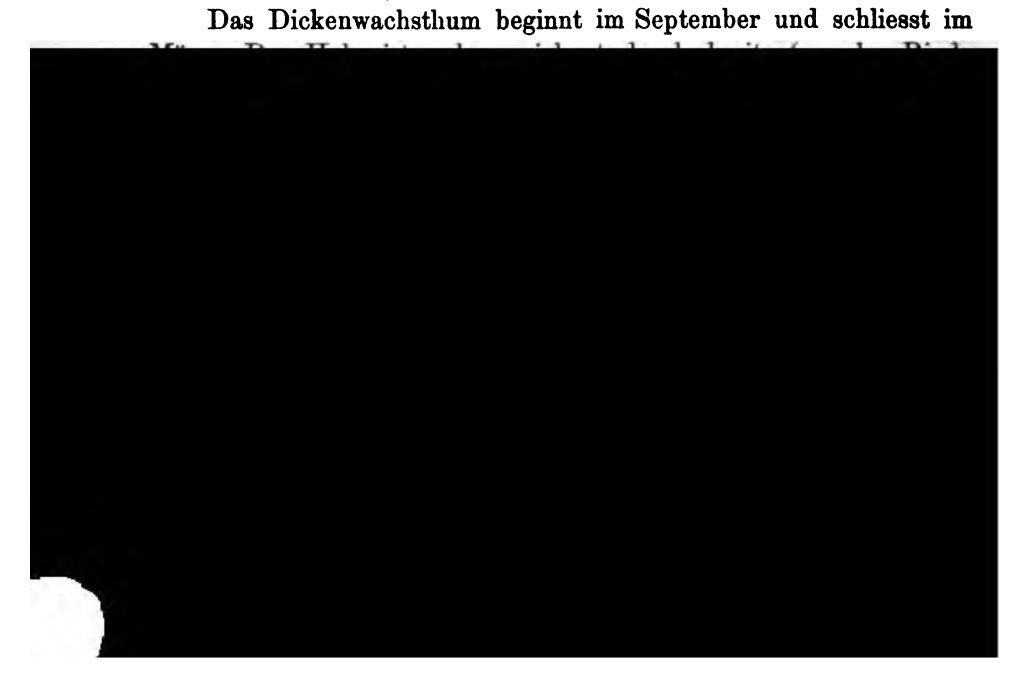
Die jungen Blätter brechen im September, manchmal schon im August, aus deutlichen, von braunen Schuppen gebildeten Knospen hervor und sind zunächst in einen gelblich-braunen, bald abfälligen Filz eingehüllt. Ihre Anfangs hellgrüne Farbe verwandelt sich später in eine dunkelgrüne, ihre dünnhäutige Consistenz in eine ziemlich lederige. Gegen Ende des Herbstes, im April oder Mai, fallen die Blätter grösstentheils ab, und die stehenbleibenden nehmen oft eine leuchtend gelbe oder rote Färbung an — ein unter den chilenischen Holzgewächsen durchaus nicht häufiger Fall; jedoch ist der Blattfall je nach Localität und Individuen von verschiedener Stärke. Die Blüthen entstehen an den heurigen Sprossen und sind entweder ☿ oder ♀; sie sind von gelblich- oder grünlich-weisser Farbe und kommen im October zur Entfaltung. Die schwarzen, aus wenig purpurrothem Fleisch und einigen relativ grossen Samen bestehenden Beeren reifen im Januar und Februar; sie sind ein beliebtes, auch wohl von Ausländern nicht verschmähtes Obst; die getrockneten Beeren dienen hier, wie bereits in Europa, zum Färben des Rothweines.

Das Dickenwachsthum beginnt im September oder October und schliesst im März oder April. Das Holz ist weiss und weich; die Gefässe weit, mit dichtgestellten Hoftüpfeln, zumal an den Tangentialwänden; ihre Perforation ist eirund; Holzparenchym wenig entwickelt. Die Zuwachszonen machen sich dadurch geltend, dass im Herbstholz die Libriformzellen tangential gestreckt und die Gefässe kleiner und spärlicher sind; auch färben sich die Herbstholzzellen mit Anilinsulfat intensiver gelb als das Frühlingsholz. Die Gefässe des Jungzuwachses zeigen eher eine deutliche Ligninreaction als die umgebenden Libriformzellen. Die Stärke des Holzkörpers wird vor Beginn des Dickenwachsthumes gelöst und nimmt während desselben an Masse zu; während der Ruheperiode ist reichlich davon vorhanden.

5. *Boldoa fragrans* Gay.

Der *Boldo*, eine Monimiacee, tritt im Gebiete sehr häufig als Busch, weit seltener als Baum auf und ist schon von Weitem durch sein starres und rauhes dunkeles und immergrünes Laub kenntlich; der Reichthum an ätherischem Oel giebt allen Theilen der Pflanze ein ausserordentlich angenehmes Aroma. Sie bewohnt trockene oder mässig feuchte Standorte. Die jungen Triebe erscheinen im August oder September und heben sich in ihrer hellen, fast gelblichgrünen Färbung sehr scharf von den älteren Blättern ab. Die Epidermis der Oberseite ist mehrschichtig und als Wassergewebe entwickelt. Irgend welche Knospenschuppen fehlen. An den diesjährigen Sprossen entwickeln sich bereits im October die Blüthenstände, welche erst im Juli des folgenden Jahres zur Entfaltung kommen; die Aussenseite der Blüthenknospen ist dicht mit Haaren bekleidet. Wegen der frühen, manchmal bereits in den Juni fallenden Blüthezeit gehört *Boldoa* mit *Aextoxicum*, *Edwardsia* und *Drimys* zu dem am zeitigsten blühenden Holzgewächsen des Gebietes. Die Pflanze ist zweihäusig; die ♀ Exemplare scheinen etwas seltener als die ♂, und die ♀ Blüthen sind ein wenig kleiner als die ♂. Die Früchte reifen im Januar; von den ± zahlreichen apocarpen Ovarien der Blüthen reifen immer nur einige wenige, welche auf dem convex gewordenen Grunde des einstigen glockenförmigen Perigons aufsitzen. Es sind Drupae von gelblichgrüner Farbe; des Exocarp ist halb durchsichtig und im völlig reifen Zustand sehr aromatisch und wohlschmeckend, aber leider zu dünn, um das Einsammeln der Früchte zu verlohnen.

Das Dickenwachsthum beginnt im September und schliesst im [redacted]



6. *Eugenia apiculata* DC.

Dieser Myrtaceen-Busch kommt wie der vorige auf trockenen und mässig feuchten Standorten vor und ist bereits von ferne kenntlich durch seine gelbrothe Rinde, welche sehr lange glatt bleibt; in den Urwäldern des Südens, wo der Baum gewaltige Dimensionen erreicht, ist die Rinde häufig von einem feinen röthlichen Mehl bedeckt, den abgestorbenen und abgestossenen Elementen des Periderms. Die jungen Blätter erscheinen im August oder September und sind glänzend grün oder roth. Die Belaubung ist immergrün. Knospenschuppen werden durchaus nicht gebildet, sondern die mit dichten Haaren bekleideten Blattanlagen neigen in den Blattachseln und am Ende der Sprosse knospenartig zusammen. Die Blüthezeit beginnt im December und reicht weit bis in das folgende Jahr hinein, so dass der Strauch häufig Blüthen und Früchte zu gleicher Zeit trägt. Die zahlreichen Blüthen sind mit grossen, weissen Kronblättern ausgestattet; die Beeren sind schwarz.

Das mikroskopische Bild des Holzes macht einen sehr gleichförmigen Eindruck, da seine sämmtlichen Elemente englumig sind; das Holzparenchym ist um die zerstreut stehenden Gefässe herum entwickelt; letztere leiterförmig perforirt; dies steht im Gegensatz zu der Angabe Solereder's[1]), der wohl überhaupt zu wenig Myrtaceen untersucht hat im Vergleich zur Gesammtzahl der Arten, stimmt dagegen mit dem Befunde Niedenzu's[2]) überein. — Die Jahresgrenzen im Zuwachs treten makroskopisch oft deutlich hervor, da sie durch Farbengegensätze des Frühlings- und Herbstholzes ausgezeichnet sind, und die successiven Zuwachscylinder manchmal sich leicht von einander lösen. Bei der erwähnten Gleichförmigkeit der Holzelemente sind auffällige Grössenunterschiede in den Gefässen ausgeschlossen, und der Unterschied der Jahresringe ist in der Hauptsache durch die tangential gestreckten, etwas dickwandigen Herbstlibriformzellen und die mehr tangential angeordneten Gefässe bedingt; er ist mikroskopisch oft nicht so deutlich ausgeprägt als unter Lupenvergrösserung. Das Dickenwachsthum beginnt im September oder October und schliesst im März. — Die Stärkevertheilung im Holze unterliegt periodischen Schwankungen, die aber, wenigstens im untersuchten Material, keine bestimmte Regelmässigkeit nach Monaten erkennen liessen, sondern individuell beeinflusst erschienen.

---

1) Solereder, Der systematische Werth der Holzstructur etc., p. 135.
2) Niedenzu, Myrtaceen in „Natürl. Pflanzenfamilien“.

7. *Aextoxicum punctatum* R. et Pav.[1]

Dieser Busch oder im Gebiete kleine, in Valdivia und weiter südlich aber stattliche Euphorbiaceen-Baum wächst im geschlossenen Bestande des Waldes oder im Grunde der Schluchten, wo ähnliche Vegetationsbedingungen herrschen wie dort. Seine Rinde ist von grauer Farbe. Die jungen Sprosse mit den immergrünen Blättern entfalten sich im August und September aus den Blattachseln und den Enden der Sprosse, ohne in Knospenschuppen eingehüllt gewesen zu sein; sie waren schon Monate vorher sichtbar; aber so dicht mit rostrothen Sternschuppen bekleidet, welche mit ihren Rändern dachziegelartig übereinander greifen, dass von der Epidermis nichts zu sehen war. Mit zunehmendem Alter der Blätter fallen diese sicherlich gegen Transpirationsverluste sehr schützenden Schuppen zum Theil ab, zum Theil aber rücken sie in Folge des Flächenwachsthums des Blattes weiter auseinander. Ihre Form entspricht der der analogen Trichome von *Elaeagnus* und war Veranlassung, an eine Verwandtschaft zwischen dieser und *Aextoxicum* zu denken.[2]) — In den Blattachseln der neuen Sprosse bilden sich im Laufe des Sommers, bereits im December oder noch früher, die Blüthenrispen aus, welche erst im folgenden Juli oder August zur Entfaltung kommen sollen; es liegt also hier ein dem oben citirten *Boldoa* analoger Fall vor, der auch in der Festigkeit des Kelches, bezw. des Involucrums sich äussert. Dies Involucrum ist kugelig, besteht nur einem einzigen Stück, welches beim Aufblühen unregelmässig zerreisst, und ist äusserlich dicht mit Sternschuppen bedeckt. Der Baum ist zweihäusig, die ♂ Exemplare häufiger als die ♀. Die dunkelblauen, mit einigen Sternschuppen besäeten Drupae von elliptischer Form reifen im März oder April.

Das Dickenwachsthum beginnt nach Entfaltung der Blätter im October und schliesst im März. Das Holz macht in seiner Gleichförmigkeit denselben Eindruck wie das von *Eugenia apiculata* DC. Die Gefässe sind zwischen den Libriform- und Holzparenchym-Elementen zerstreut und mit reichspangiger Leiterperforation versehen. Die oftmals nicht sehr deutlichen Jahresringe kommen dadurch zu

---

1) Es ist zu bedauern, dass in den „Natürlichen Pflanzenfamilien", welche ja für Jahrzehnte hinaus massgebend sein sollen, der falsch gebildete Name *Aextoxicum* nicht durch den richtigen *Aegostoxicum* ersetzt worden ist.

2) Grisebach, System. Bemerk. zu den Pflanzensammlungen Lechlu's und Philippi's, p. 14.

Stande, dass im Herbstholze die Gefässe kleiner werden, tangential sich anordnen und die Libriformzellen tangential sich strecken. Bereits im November verringert sich das Lumen der Gefässe. Hinsichtlich der Vertheilung der Stärke im Holzkörper nach den einzelnen Jahreszeiten scheint *Aextoxicum* sich wie die eben genannte *Eugenia* zu verhalten.

8. *Senecio denticulatus* DC.

Diese *Senecio*-Art ist eine der eigenartigsten Erscheinungen unter den Holzpflanzen des mittleren und südlichen Chile, in welch' letzterem noch eine zweite, sehr nahe stehende Art sich findet. Während sonst die Senecionen krautige oder nur unwesentlich verholzte Pflanzen sind, erhebt sich unsere Art zu einem 3—6 m hohen Baume; seine Rinde ist ausserordentlich rauh. Die Blätter sind immergrün und in der Jugend in einen dichten, schneeweissen Haarfilz gehüllt, der später abfällt. Ebenso sind die jungen Triebe weissfilzig. Irgend welche Knospenschuppen werden nicht gebildet. Die terminalen Inflorescenzen entwickeln sich an den diesjährigen Sprossen und sind umfangreiche, weit offene Rispen zahlreicher, goldgelber Blüthenköpfchen, welche den in voller Blüthe befindlichen Baum zu einer der schönsten Zierden der Busch- und lichten Waldvegetation machen. — Bemerkenswerth ist, dass die Rinde eigene Bündel und Harzcanäle führt; auf diesen anatomischen Charakter hin wird es zweckmässig sein, diese und verwandte Species zu einer wohl umschriebenen Section resp. Untergattung innerhalb der sehr umfangreichen Gattung zusammenzufassen, von welcher allein in Chile schon über 300 Species bekannt geworden sind; wenn auch eine Zahl derselben zusammengezogen werden kann, so wird doch immerhin noch eine beträchtliche Anzahl scharf unterscheidbarer Arten übrig bleiben. — Die Rinde verharrt lange Zeit ohne ein eigentliches Korkgewebe zu bilden; ihre oberflächlichen Schichten vertrocknen und schrumpfen zusammen. — Die jungen Triebe erscheinen bereits im Juli und August; die Blüthen öffnen sich im November. Das Dickenwachsthum beginnt im September und schliesst im März. —

Das Holz ist das sprödeste von allen, welche ich habe in Chile kennen lernen. Selbst einige Centimeter starke Aeste brechen bei geringer Inanspruchnahme auf Biegungsfestigkeit. Das Holz besteht aus dickwandigen, einfach getüpfelten Libriformzellen, hofgetüpfelten Gefässen mit eiförmiger Perforation und breiten und hohen

Markstrahlen. — Es giebt wenig chilenische Hölzer, welche so ausgeprägte Jahresringe besitzen wie das vorliegende; denn einerseits sind die Herbstholzzellen stärker verdickt und kräftiger verholzt als die Frühlingsholzzellen, ohne jedoch eine bedeutendere tangentiale Streckung aufzuweisen. Dazu kommt, dass die Gefässe des im Frühjahr gebildeten Holzes viel weiter sind als die späteren; es hängt dies wohl mit der Entfaltung zahlreicher und ausgedehnter Anhangsorgane zusammen. Sämmtliche untersuchte Proben erwiesen sich im Holzkörper stärkefrei; nur gelegentlich wurde wenig Stärke in der Rinde beobachtet.

9. *Guevina avellana* Mol.

Diese Proteacee ist eine der elegantesten Erscheinungen unter den Holzpflanzen Chiles wegen der grossen, immer grünen, 2—3fach gefiederten Blätter. Sie ist ein häufiges Unterholz in den Wäldern und findet sich auch als Bestandtheil des Buschwaldes, zumal in den Thälern. Die jungen Sprosse sind lange, bevor an ein Austreiben zu denken ist, an den Zweigspitzen und in den Blattachseln sichtbar in Form eng aneinander geschlossener, in sehr dichten und kurzen rothbraunen Filz gehüllte Anlagen; aber auch dann, wenn sie im August oder September auszutreiben begonnen haben, behalten sie noch eine Zeit lang ihre Filzbekleidung. In den Achseln der neuen Blätter bilden sich die traubigen Blüthenstände seitlich; am Grunde eines jeden gewahrt man eine winzige warzenförmige Knospe; sie kommt meist nicht zur Entwickelung, giebt aber gelegentlich einen zweiten Blüthenstand oder kurzen Zweig. Die gelblich-

[redacted]

Jahresringe lassen sich deutlich makroskopisch unterscheiden, insofern gegen den Herbst hin von den wechsellagernden, weiss erscheinenden Binden aus Gefässen und Holzparenchym einerseits und dunkel erscheinenden Libriformzellen andererseits die letzteren breiter, also die ersteren schmäler werden. Wegen der Bildung der tangentialen Streifen von verschiedener Breite möchte ich hier die Jahresgrenzen als durch Streifenzonen bedingt ansehen, im Gegensatz zu den Hölzern mit Linienzonen, wie unter No. 1 angegeben. Doch soll hiermit nur ein kurzer Ausdruck für ein in die Augen fallendes anatomisches Verhältniss, aber kein principieller Gegensatz in der Wachsthumsweite aufgestellt werden; denn unbeschadet der Entwickelung jener breiten, streifenförmigen Zonen werden genau wie bei den Hölzern mit Linienzonen die Weite der Gefässe und ihre Anzahl gegen den Herbst hin verringert und der tangentiale Durchmesser der dickwandigeren Libriformzellen vergrössert: nur ist diese letzte Wahrnehmung keine so unmittelbar dem Blicke sich aufdrängende als die erstere. Bemerkenswerth ist noch, dass das Dickenwachsthum mit Ausbildung eines Gefäss- und Holzparenchymgürtels beginnt, nie aber mit dem eines Libriformgürtels. — Die zeitliche Vertheilung der Stärke scheint Schwankungen unterworfen, ohne dass ich bei den zum Theil widersprechenden Resultaten die ev. vorhandene Gesetzmässigkeit angeben könnte.

10. *Lomatia obliqua* R. Br.

Diese im Gebiete ebenfalls nur als Strauch vorkommende Proteacee ist eine Bewohnerin Südchiles. Sie hat breiteiförmige, persistirende und sehr harte Blätter, welche in Mittelchile eine graugrüne, dagegen in Südchile (Valdivia, Llanquihue, Chiloé) eine so freudig grüne Färbung besitzen, dass man anfänglich kaum glaubt, Angehörige derselben Art vor sich zu haben. Die jungen Sprosse kommen aus dicken, von harten Schuppen umhüllten Knospen, entfalten sich Ende August oder September und, falls es gemischte, d. h. Blätter und Blüthen enthaltende Knospen waren, so kommen die Blüthen kurz nach der Ausbreitung der Blätter im September oder October zur Entwickelung. Die mehrsamigen, zuerst grünen, dann dunkelbraunen und lederigholzigen Folliculi reifen ihre plattgedrückten Samen zu Beginn des folgenden Jahres und bleiben nach Entleerung derselben noch lange, oft bis zur folgenden Blütheperiode stehen. —

Durch die Entwickelung von Knospenschuppen und den Bau der Früchte weicht also *Lomatia* von der unter voriger Nummer erwähnten *Guevina* ab; dagegen findet im Bau des Holzes eine so vollständige Uebereinstimmung zwischen diesen beiden, doch verschiedenen Tribus der Proteaceen statt, dass die Hölzer nicht aus einander zu halten sind; das Gleiche gilt von den übrigen mir genauer bekannten *Lomatia*-Arten, sowie dem in Südchile vorkommenden *Embothricum*. Die chilenischen Protaceen sind also durch die Anatomie ihres Holzes, zumal das Bild des Querschnittes, auf den ersten Blick von anderen Familienangehörigen zu unterscheiden. — Das Dickenwachsthum beginnt im October und schliesst im März. Die Zuwachszonen werden durch ein kräftiges Verholzen der zuletzt gebildeten, sehr dickwandigen Libriformzellen deulich hervorgehoben.

11. *Cryptocarya Peumus* Nees.

Dieser kleine Lauraceen-Busch oder Baum ist ein häufiger Bestandtheil der Holzvegetation in den Schluchten und im Unterholz der Wälder. Sein immergrünes Laub ist ausserordentlich dicht, die Blätter etwas verbogen, oberseits glänzend grün, unterseits bläulichweiss bereift, beim Zerreiben zwischen den Fingern verbreiten sie einen widerlich aromatischen Geruch, der etwas an ranziges Fett erinnert. Die kleinen gelben Blüthen stehen in axillären Rispen; sie finden sich fast ausschliesslich auf den als Bäumen entwickelnden Exemplaren, öffnen sich im November und zeitigen im April und Mai rothe, fleischige Früchte, welche das widerlich fettige Aroma in noch höherem Grade besitzen als die Blätter, aber trotzdem nach einer gewissen Zubereitung von grossem Wohlgeschmack sein sollen. — Die jungen Sprosse erscheinen, ohne vorher in Knospenschuppen eingehüllt gewesen zu sein, im August oder September und sind von hellgrüner, oftmals röthlicher Färbung. Die zuletzt vor Sistirung des Dickenwachsthums gebildeten Blätter sind kleiner als die im Frühling entfalteten; man hat daher durch den Vergleich der Blattgrössen längs eines Sprosses auch zugleich ein Mittel, des jährlichen Längenzuwachs zu bestimmen, nämlich als das Stück des Sprosses, welches zwischen zwei Minima der Blattgrössen sich befindet.

Das Dickenwachsthum beginnt im September und October und schliesst im März. Das Holz besteht aus ziemlich dünnwandigen Elementen; die Libriformzellen sind im Querschnitt sehr unregel-

mässig polygonal und häufig mit Innenlamelle aus Cellulose versehen; die Gefässe sind zwischen ihnen zerstreut und von Holzparenchym umgeben, welches auch in Form concentrischer, also dem Umfang paralleler Binden auftritt. Die Markstrahlen sind schmal, aber hoch. Die jährlichen Zuwachse sind durch das Kleiner- und Seltenerwerden der Gefässe, sowie die tangentiale Streckung der Libriformzellen kenntlich gemacht. Dabei sind letztere durchaus nicht immer dicker als die vorher gehenden, sondern im Gegentheil dünnwandiger; so waren in einem gemessenen Falle die Wandungen der früher gebildeten Libriformzellen $2^2/_3$ mal so dick, als die der zuletzt gebildeten. Wenn zu gewissen Zeiten das Holz stärkehaltig ist, so sind die vor Abschluss der Thätigkeit des Cambiums geformten letzten Zellreihen, sowie die etwa im Laufe der Vegetationsperiode entstandenen Zonen solch' tangential gestreckter, dünnwandiger Zellen dick mit Stärke gefüllt. Auf die Bildung zonenartiger Grenzen abgesehen von den Zuwachsringen soll bei anderer Gelegenheit eingegangen werden. — Stärke findet sich das ganze Jahr hindurch in den Markstrahlen und den concentrischen Zügen von Holzparenchym, aber während der Thätigkeit des Cambiums nie im Jungzuwachs.

12. *Pitavia punctata* Mol.

Die Rutacee-Xanthoxylee dieses Namens ist ein Busch oder kleiner Baum, der hier und da im Grunde der Schluchten oder in lichten Gebüschen vorkommt und an seinen grossen, hellgrünen, gegenständigen oder zu drei im Winkel stehenden Blättern, welche unterseits drüsig punctirt sind, leicht kenntlich ist. Letztere erscheinen im ersten Frühjahr, ohne von Knospenschuppen umhüllt gewesen zu sein; gegen Schluss der Vegetationsperiode werden sie wesentlich kleiner, als die im Frühling gebildeten. Die Blüthen stehen in achselständigen Cymen und öffnen ihre reinweissen Kronen im December. Die nur in den Griffeln verbundenen Ovarien trennen sich bei der Reife vollständig; die Theilfrüchte sind grün, drüsig punctirt und einer kleinen Olive nicht unähnlich; ihre Reife erfolgt im März.

Es ist nun eine bemerkenswerthe Thatsache, dass hinsichtlich des Baues des Holzkörpers ein wesentlicher Unterschied zwischen *Pitavia* und *Cryptocarya* nicht existirt, dass also die Rutacee und die Lauracee nicht nur in den grössten Zügen der Anatomie, wie sie im Querschnittsbild sichtbar werden, sondern auch in der

Existenz jener tangentialen Binden aus dünnwandigem Holzparenchym übereinstimmen. Letztere sind hier ebenfalls das ganze Jahr hindurch reichlich mit Stärke gefüllt.

13. *Fagus obliqua* Mirb.

Das Roble kommt im Gebiete sehr häufig als Busch oder Baum vor, dessen Holz zu technischen Zwecken sehr geschätzt ist. Die Bäume, welche 30—40 m Höhe erreichen, erinnern in ihrem Wuchse an Eichen und haben eine rauhe, rissige Rinde. Die Blätter brechen im August und September aus braunen, von festen Schuppen gebildeten Knospen hervor, sind zunächst längs der Seitennerven gefaltet und von hellgrüner Farbe; später werden sie rauh und dunkelgrün, zeigen eine etwas wellig verbogene Lamina, werden im Spätsommer braun und dürr und fallen je nach dem Standort im März, April oder noch später ab. Die Blüthen erscheinen gleichzeitig mit den Blättern im September; es scheint, dass die Robles erst blühen, wenn sie ein beträchtliches Alter erreicht haben, wenigstens habe ich sie nicht als Gebüsch blühen sehen.

Ihr Holz besteht aus einfach getüpfelten Libriformzellen, hofgetüpfelten Gefässen mit runder Perforirung und schmalen Markstrahlen; das Holzparenchym ist um die Gefässe herum entwickelt. Die Zuwachszonen sind sehr scharf von einander geschieden in Folge der tangentialen Streckung der Herbstholzzellen und der beträchtlichen Grössenzunahme der Gefässe im Frühlingsholz. Das Dickenwachsthum beginnt nach Entfaltung der neuen Blätter ungefähr im [redacted]

14. Einige andere Holzpflanzen.

An den im Nachfolgenden aufzuführenden Holzgewächsen habe ich keine systematisch über längere Zeiträume fortgeführte Untersuchungen angestellt, doch schienen sie mir aus der grossen Anzahl gelegentlicher, an allen mir erreichbaren Holzpflanzen vorgenommenen Beobachtungen vor Allem der Erwähnung werth zu sein. — Die in Mittel- und Südchile ausserordentlich häufige *Fuchsia macrostemma* R. et Pav. ist ein immergrüner Busch, der an Wasserläufen oder in sumpfigen Gebüschen sich findet. Die Blätter sind während ihrer ganzen Dauer zart und hellgrün; und da auch keine Knospenschuppen gebildet werden, so ist die Entscheidung schwierig, ob eine längere Pause in der Entwickelung der Blätter statthat. Das Längenwachsthum der Sprosse war an dem im Juni untersuchten Exemplare nicht unterbrochen, und in Folge der lange andauernden, vielleicht überhaupt nicht sistirten Blattentwickelung war auch kein anatomisches Merkmal einer etwaigen Unterbrechung des Dickenwachsthums zu sehen. An einem anderen Exemplar konnten dagegen deutliche Zonen wahrgenommen werden, dadurch bedingt, dass in dem aus dünnwandigen Elementen aufgebauten und sehr wasserreichen Holzkörper auf tangential gestreckte Libriformzellen eine Schicht weitporiger Gefässe und durch Chlorophyllkörner grün gefärbter Libriformzellen folgte —, eine Grenze, wie sie sonst zwischen dem vor- und diesjährigen Zuwachs wahrzunehmen ist. Die durch den feuchten Standort gegebenen gleichförmigen Vegetationsbedingungen mögen wohl den Anlass zu einem lange dauernden oder nur unwesentlich unterbrochenen Dickenwachsthum gegeben haben, wobei noch individuelle Einflüsse sich geltend machen können. Muss demnach die Frage, ob es bei *Fuchsia* zu anatomisch nachweisbaren Pausen der Holzproduction kommt, unentschieden bleiben, so kann ich für *Lavatera assurgentiflora* Kellogg es ausser Zweifel stellen, dass Blattproduction, Längenwachsthum der Sprosse und Zuwachsthätigkeit des Cambiums keine nachweisbare Unterbrechung erfahren; und demzufolge wächst die genannte und häufig kultivirte Malvacee innerhalb weniger Jahre zu einem 4—5 m hohen und über der Wurzel fast schenkeldicken Stamm. Ein Aehnliches scheint für die jüngeren Aeste und Zweige von *Eucalyptus globulus* zu gelten, deren Krone ja auch an Höhe und Breite innerhalb kurzer Zeit gewaltig sich vergrössert. Der parasitische *Loranthus tetrandrus* scheint ebensowenig sein Dickenwachsthum zu unter-

brechen. Die blattlosen Holzpflanzen *Retamilia ephedra* und *Ephedra andina* lassen ± deutliche Zuwachszonen erkennen; die erstere producirt manchmal kleine, bald abfällige, also für die Assimilation sicher belanglose Blätter. Die jungen Sprosse sind saftig, hellgrün und weich behaart; ihre Entwickelung fällt zeitlich mit der von anderen Holzgewächsen zusammen. — Die aus Mitteleuropa eingeführten Obstbäume haben sich an die gegen dort veränderte Vertheilung der Jahreszeiten vollständig gewöhnt, indem wie bei den einheimischen Gewächsen das Austreiben der Knospen im August und September, das Dickenwachsthum wenig später beginnt, und die Blätter im März und April fallen. Nur der Pfirsichbaum ist an sehr geschützten Lagen beinahe immergrün geworden, allerdings ohne deshalb andauernd assimilatorisch thätig zu sein.

Aus den im Vorstehenden mitgetheilten Beobachtungen lassen sich folgende allgemeine Ergebnisse ableiten:

1. Die das Dickenwachsthum bedingende Thätigkeit des Cambiums beginnt für alle untersuchten Arten ziemlich zu gleicher Zeit, nämlich, je nach Ende des Frühlings, von Ende August bis October.

2. Der Zuwachsthätigkeit geht die Entfaltung der neuen Blätter voraus.

3. Dabei macht es keinen Unterschied, ob die Blätter insgesammt sich neu bilden (blattwechselnde Bäume) oder nur zum Theile (immergrüne Holzpflanzen), gleichviel, ob sie aus umhüllten Knospen hervorbrechen oder nicht.

4. Das Dickenwachsthum erlischt im März oder April.

5. Das Auftreten zonenartiger Grenzlinien innerhalb der jährlichen Zuwachse ist eine sehr verbreitete Erscheinung.

6. Die Gefässe des Jungzuwachses verholzen eher und ausgiebiger als die übrigen Elemente des Holzes.

7. Der eben gebildete Jungzuwachs ist meist frei von Stärke, während diese sich reichlich bis zur Grenze des vorigen Zuwachses findet.

8. Bildung und Lösung von Stärke unterliegen einer gewissen, specifisch verschiedenen Periodicität, welche aber von individuellen und localen Verhältnissen so stark beeinflusst sein kann, dass sie wenigstens aus den angestellten Beobachtungen nicht klar zu legen war.

II. Einige Züge aus der Lebensthätigkeit der Blätter.

In den Darstellungen des vorigen Paragraphen hatte es sich um periodische Erscheinungen im Leben der Bäume gehandelt, und wenn auch die zeitliche Vertheilung des Dickenwachsthums in den Vordergrund der Betrachtung gestellt wurde, so konnten die augenfälligeren Erscheinungen in der Entwickelung der Blätter nicht unerwähnt bleiben. Jetzt wird es sich darum handeln, einige weitere Züge aus deren Biologie nachzutragen. Dabei sollen Erwähnung finden: 1. die Lebensdauer der sogenannten immergrünen Blätter; 2. ihre Stärke-Assimilation innerhalb verschiedener Jahreszeiten; 3. der Vortheil, den immergrüne Gewächse etwa vor sommergrünen voraus haben sollten; 4. die Thätigkeit im Cambium der Hauptnerven der Blätter, also ihr Dickenwachsthum.

1. Es wurde bei Betrachtung von *Aristotelia, Psoralea* erwähnt und gilt in gleicher Weise für *Cestrum parqui*, dass an ihnen der Unterschied zwischen immergrünen und blattwechselnden Bäumen sich verwischt, d. h., dass je nach localen und individuellen Umständen die Dauer der Blätter der einen Vegetationsperiode sich bis in die andere erstreckt, also von der Gesammtzahl der in einer gewissen Vegetationsperiode vorhandenen Blätter ein wechselnder Procentsatz von der vorigen herrührt. Immerhin scheint es sicher zu sein, — wenn man dem blossen Augenschein trauen darf, ohne Zählungen vorher markirter Blätter anzustellen, dass in diesen Fällen die Menge der neu gebildeten grösser ist als die der vorjährigen Blätter, und dass diese letzteren wohl kaum in die übernächste Vegetationsperiode übernommen werden. Bei den unter allen Umständen immergrünen Gewächsen lässt sich ohne methodische Zählungen der Blätter oder ohne Ermittelung der Zahl der Jahresringe in den betreffenden Sprossen (was aber zu Täuschungen Veranlassung geben kann) nichts Sicheres mehr über das Alter der Blätter aussagen — mit Ausnahme der oben erwähnten Fälle, wo die aufeinander folgenden jährlichen Längenzuwachse der Sprosse durch Generationen kleinerer und schmälerer Blätter geschieden wurden (*Pitavia* etc.); auf diesem Wege, der leicht das Alter eines Internodiums ermitteln lässt, wurde ein ca. dreijähriges Alter für die betreffenden Blätter gefunden; an älteren Sprossen waren sie bereits abgefallen. Der immergrüne Eindruck wird also durch die gleichzeitige Existenz verschieden alter Blattgenerationen bedingt.

Nun erhebt sich 2. die Frage, ob die verschieden alterigen Blätter auch gleichwerthig sind hinsichtlich ihrer Assimilationsthätigkeit. Die Methode, um der Lösung dieser Frage näher zu kommen, war schon durch die Fragestellung selber gegeben: ich habe an immergrünen Bäumen Blätter verschiedenen Alters in einen lichtdichten mehrfachen Ueberzug von Stanniol gewickelt, um nach eventuell eingetretener Lösung der Stärke ihre Neubildung zu studiren; ferner habe ich Blätter verschiedenen Alters vor Sonnenaufgang und am Spätnachmittag geerntet und sie hinsichtlich ihres Stärkegehaltes verglichen, unter Anwendung der Sachs'schen Jodprobe; in zweifelhaften Fällen habe ich den Chlorophyllfarbstoff mit Alkoholchloral zerstört (bezw. ausgezogen) und die Stärke innerhalb des entfärbten Chlorophyllkornes festzustellen gesucht. Aber alle diese in der Theorie so durchsichtigen und in der Praxis so einfach auszuführenden Versuche gaben wenig befriedigende, weil wenig übereinstimmende Resultate. Denn von *Boldoa*-Blättern, welche vor Sonnenaufgang geerntet und sofort in Spiritus gebracht wurden, wiesen im November, also zur Zeit der lebhaftesten Vegetation, die neu gebildeten (im September entfalteten) überhaupt keine nächtliche Entleerung der Stärke auf, die vorjährigen in dem einen Falle eine solche, im anderen dagegen keine — also ein unbrauchbares Resultat. Aber auch blattwechselnde Bäume, wie Pappel, Kirsche, besassen am frühen Morgen noch reichlich Stärke in den Blättern. Im April und Mai (also im Herbst) angestellte Beobachtungen ergaben Stärkereichthum an verschiedenen Bäumen sowohl Morgens als Abends. Musste ich also auf eine Beantwortung der oben gestellten Frage vorläufig verzichten, so war es doch interessant zu verfolgen, warum die Untersuchung resultatlos verlief. Gelegentliche Versuche liessen mich vermuthen, dass zumal bei den immergrünen Gewächsen die Stärke vielleicht schwierig durch Verdunkelung in Lösung zu bringen sei. Um dies zu entscheiden, umhüllte ich ein *Citrus*-Blatt mit Stanniol, konnte aber trotz Wochen langer Verdunkelung keine Abnahme der Stärke im Vergleich zu den nicht umhüllten Blättern erzielen; nur bei einem eingetopften, etwa zweijährigen Citronenbäumchen nahm, nachdem dasselbe Wochen lang im Dunkelkasten gestanden hatte, die Stärkemenge in den jungen Blättern ab. Leichter gelang dies mit den weniger dicken *Psoralea*-Blättern herbeizuführen, in welchen nur innerhalb der Schliesszellen der Spaltöffnungen die Stärke hartnäckig verharrte; nach Beendigung des Versuches waren die verfinsterten Blätter fast stärkefrei und

die offen gebliebenen Controlblätter stärkehaltig. Noch weniger Mühe machten junge, aus Samen gezogene Pflanzen von *Melianthus scaber*, welche gleichzeitig mit dem *Citrus*-Bäumchen im Dunkelkasten verweilten, ihre Stärke verloren und dann, an's Licht gebracht, von Neuem producirten, gleich den verdunkelt gewesenen und wieder frei gegebenen *Psoralea*-Blättern. Letztere Versuche, im Juni und Juli angestellt, also zur Zeit der Ruhe in der Function des Cambiums, beweisen, dass gleichzeitig mit derselben eine Stärkeproduction in den Blättern stattfinden kann und wohl auch normaler Weise stattfindet. Weitere für die kommenden Jahreszeiten geplante Untersuchungen sollten das zur Klärung dieser offenbar verwickelten Verhältnisse nöthige umfangreiche Material herbeischaffen, wurden aber durch den Wechsel meines Wohnortes vereitelt. Immerhin kann es mehr als wahrscheinlich gelten, dass verschieden alterige, immergrüne Blätter unter den gegebenen Temperaturverhältnissen der in Betracht kommenden Provinz zu allen Jahreszeiten assimiliren können. Damit lässt sich ohne Weiteres ermessen, 3. welche Vortheile die betreffenden Holzgewächse von ihrer immergrünen Beblätterung haben werden. Sie sind nicht nur Assimilationsorgane lange dauernder Function, sondern dienen zugleich der Stärkespeicherung, unterstützen also die Markstrahlen und das Holzparenchym des Holzkörpers in ihrer Thätigkeit. Bei der oft bedeutenden Dicke des Mesophylls kann die Quantität der aufgehäuften Stärke eine beträchtliche sein. Dass ausserdem zur Zeit des Austreibens der blattwechselnden Bäume die immergrünen bereits assimilatorisch wirksame Organe besitzen, bedarf kaum eines besonderen Hinweises. Dagegen scheint es hier angebracht zu sein, auf die Beziehungen zwischen den klimatischen Verhältnissen und der Existenz immergrüner Bäume hinzuweisen, in dem Sinne, ob gewisse Klimate für die Entwickelung eines besonders hohen Procentsatzes immergrüner Gewächse prädisponiren. Die Thatsache, dass in den Klimaten, in welchen ein kalter Winter die Vegetationsthätigkeit gänzlich unterbricht, die Blätter der Bäume (mit Ausnahme einiger Coniferen) fallen, sobald die Temperatur unter ein gewisses Maass sinkt, legt den Gedanken nahe, dass die Blätter vielleicht persistiren würden, wenn das Klima ein gleichförmigeres wäre; so kann der Reichthum der Tropenfloren an immergrünen Gewächsen wohl als ein Ausdruck für die Gleichförmigkeit der Lebensbedingungen gelten. Trotzdem brauchen nordische Kulturbäume unter den Tropen noch nicht immergrün zu

werden, sondern der Blattfall kann ein erblich so fixirtes Merkmal sein, dass er auch unter veränderten Verhältnissen zur Erscheinung kommt; thatsächlich aber behalten die meisten Rosen, zumal die Theerosen, sowie der aus Europa eingeführte *Rubus ulmifolius* Schott. fil., ihre Blätter das ganze Jahr hindurch. — Aber ausser der Annahme einer Abhängigkeit der Persistenz der Blätter von der geringen Schwankung der Temperatur wäre auch die Vorstellung berechtigt, dass sowohl der Blattwechsel als auch die Blattdauer nur morphologische Charaktere sind, für deren Existenz wir keinen causalen Zusammenhang angeben können. Denn thatsächlich sind nicht alle tropischen Bäume immergrün. Interessant sind in dieser Beziehung die antarktischen Buchen des Genus *Nothofagus*. Die am weitesten nach dem Norden Chiles vorrückende *N. obliqua* ist sommergrün; zu ihr gesellt sich etwa vom 35. Grad ab die immergrüne *N. Dombeyi;* sie reicht als wichtigster Waldbaum und bezw. in Form der Unterart *N. nitida* bis weit in die antarktischen Gebiete hinein. *N. procera* in den Gebirgen um den 38. Grad herum hat abfallende Blätter, ebenso die antarktischen oder nach Norden auf die Cordilleren ausstrahlenden *N. pumilio* und *N. antarctica*. Ohne dass diese Liste weiter ausgedehnt würde, zeigt sich hier bereits eine merkliche Unabhängigkeit verschiedener Arten derselben vermuthlich doch monophyletischen Gattung von den Temperaturverhältnissen; man kann häufig genug immergrüne und sommergrüne Buchen an demselben Standort antreffen, also in gleicher Lebenslage. Nun lässt sich ja immerhin annehmen, dass dieselbe Temperatur auf verschiedene Arten ganz verschieden wirken könne, bei der einen einen Grenzwerth für gewisse Lebensäusserungen darstelle, aber nicht bei der anderen. Jedoch ist dieser Schluss für Arten derselben Gattung, die wahrscheinlich aus dem gleichen Entwickelungsgebiete hervorgegangen sind, nicht sehr zwingend, auf jeden Fall nicht zwingender als der andere, der diese Verhältnisse als morphologische betrachtet.

Ferner, wenn auch Gleichförmigkeit der Temperatur vielfach ein bedingendes Moment für die Entwickelung von Dauerblättern ist, so braucht sie darum noch nicht das einzig erhaltende Moment für diese Erscheinung zu sein. Denn das immergrüne Blatt wird eben bereits durch seine lange Existenz fester und dicker und dadurch in den Stand gesetzt, die in Dehnungen und Zerrungen sich äussernden Wirkungen der in weiten Grenzen schwankenden Temperatur gemässigter Klimate zu ertragen. Der Reichthum des ge-

mässigten und antarktischen Amerikas an immergrünen Gewächsen steht vielleicht in ursächlichem Zusammenhang mit der Längsrichtung der Gebirge, welche einer Wanderung tropischer Pflanzen nach Süden keine Schranken setzten; und einmal in den antarktischen Gebieten angelangt, vermochten die immergrünen Blätter den veränderten Lebensbedingungen des gemässigten Klimas zu widerstehen, zumal da die Feuchtigkeit des pacifischen Küstenstriches eine beträchtliche ist. Dies dürfte namentlich für Familien gelten, welche, wie die Lauraceen und Proteaceen der chilenischen Flora, ihre zahlreichen Verwandten in wärmeren Gebieten haben, und in dem weit nach Süden vorgeschobenen Areal der Bromeliaceen und Cactaceen, ja sogar der Burmanniaceen (*Arachnites* noch unter $41^1/_2$ Grad!) ihre weiteren Analoga finden. Die circumpolare Verbreitung zahlreicher immergrüner Coniferen der nördlichen Halbkugel steht vielleicht ebenfalls in genetischem Zusammenhange mit der weit umfangreicheren und weiter nach Norden vorgeschobenen Verbreitung dieser Familie in früheren, wärmeren Epochen; ihr immergrünes und dickeres Laubblatt vermochte sich aber den veränderten Lebensbedingungen der glacialen und postglacialen Epochen anzuschmiegen. — Schimper[1]) erblickt in der Construction der Blätter immergrüner Pflanzen der gemässigten Zone Schutzmittel gegen Transpirationsverluste; Haberlandt[2]) erkennt für das Laubblatt tropischer Bäume ebenfalls die Forderung an, dass wenigstens für die Stunden directer Insolation Einrichtungen zur Herabsetzung der Verdunstung nöthig seien, so wenig intensiv auch die letztere im feuchten Urwald sein möge. Und während also beide Forscher von Vorrichtungen sprechen, welche das Wasser in der Pflanze möglichst zu rathe halten sollen, glaubt Stahl in den bekannten Träufelspitzen im Gegentheil Einrichtungen sehen zu sollen, welche den betreffenden Gewächsen gestatten, sich des Regenwassers möglichst rasch zu entledigen. Ich möchte nach den in der Litoralzone des antarktischen Urwaldes gewonnenen Eindrücken überhaupt nicht der Transpiration den formbildenden Einfluss zumessen, den man ihr so allgemein, und wenn sie hohe Intensitäten annimmt, wohl auch mit Recht zuschreibt. Wenn an dem von triefenden Moosrasen und ausserordentlich dünnblättrigen Hymenophylleen bedeckten

---

1) Schimper, Schutzmittel des Laubes gegen Transpiration. Sitzungsber. d. königl. preuss. Akademie, Berlin, VII, 1890.

2) Haberlandt, Sitzungsber. d. kaiserl. Akademie d. Wissensch., Wien 1893.

und im geschlossenen Bestande wachsenden Baumstamm eine dick- und steifblättrige *Hydrangea scandens* emporschlingt, so kann man doch nicht wohl das dicke Blatt der einen als Vorkehrung gegen Transpirationsverluste betrachten und das ausserordentlich dünne der anderen als der Abwesenheit jeder Transpirationsgefahr entsprechend gebildet ansehen, immer vorausgesetzt, dass für die eine der beiden jener gegebene Feuchtigkeitsgrad nicht schon das zulässige Maximum, für die andere das Minimum darstellt, was erst zu erweisen wäre und nicht sehr wahrscheinlich ist. Im vorliegenden Falle möchte ich allerdings im durchsichtig dünnen *Hymenophyllum*-Wedel eine directe Beziehung zu dem Leben im dampfgesättigten Urwald erblicken, aus dem einfachen Grunde, weil jene Farne sich von Waldrändern und Lichtungen, in denen naturgemäss die Luft trockener ist, zurückziehen. Hinsichtlich der *Hydrangea scandens* bin ich der Meinung, dass sie als südlichster Ausläufer der in Centralamerika und dem nördlichen Südamerika weiter verbreiteten Section *Cornidia* der Gattung *Hydrangea* zu betrachten ist[1]), welche, wie oben bereits allgemein ausgesprochen, bei dieser Ausbreitung in ein gemässigtes Klima durch ihre dicken Blätter gegen eventuelle Transpirationsverluste gesichert war. Sofern sie im dichten Urwald mit seinen gleichförmigen Vegetationsbedingungen vorkommt, hat sie solche Gefahren auch nicht zu gewärtigen; doch habe ich sie auch unter 35° l. m. als Ueberzug auf Felsen gefunden, wo sicherlich die Transpiration bedeutende Werthe erreicht. Um es kurz zusammen zu fassen, so bin ich der Meinung, dass man bei Aufsuchung der Beziehungen zwischen Organisation und Lebensverhältnissen auch den Bau derjenigen Gewächse in's Auge fassen soll, die mit den gerade in den Vordergrund der Betrachtung gestellten gemeinschaftlich vorkommen und in ihrem anatomischen Bau von jenen abweichen; und dass man ferner, ehe man directe Anpassungen, z. B. der Organisation des Blattes an das Klima, aufstellt, sich vergewissert, ob nicht Arealstudien der betreffenden Gewächse andere Gesichtspunkte eröffnen. Denn eine Pflanzengenossenschaft kann sich aus Gliedern zusammensetzen, die eine sehr verschiedene Urheimath haben, die also auch gewisse, unter jenen von den gegenwärtigen abweichenden Lebensverhältnissen gebildete und erblich fixirte Eigenschaften besitzen; letztere könnte man leicht für morphologische halten, wenn man sie ausserhalb

---

1) Natürliche Pflanzenfamilien III, 2. Abtheil. a, p. 76.

des Zusammenhangs der Geschichte der betreffenden Art betrachtet, und im einzelnen Falle kann es überhaupt unmöglich sein, zwischen früherem Anpassungsmerkmal und morphologischem Merkmal zu unterscheiden. —

Es erübrigt noch 4. einige Angaben über das Dickenwachsthum der Blätter zu machen. Es soll sich dabei nicht um die Volumenzunahme des Mesophylls und das entsprechende Flächenwachsthum der Epidermis handeln, sondern um die Ausbildung der Blattrippen. Von Kupffender[1]) ist für eine grosse Zahl einjähriger und ausdauernder Gewächse aus den wichtigsten Familien der Dikotylen die Existenz eines ± deutlichen Dickenwachsthums in den Hauptnerven der Blätter nachgewiesen worden, welches durch die entsprechende Thätigkeit im Cambium der Gefässbündel hervorgerufen wird. Für den Zweck vorliegender Abhandlung handelt es sich nicht nur um die Constatirung dieses histologischen Factums, sondern auch um die der Beziehungen zwischen ihm und anderen periodischen Erscheinungen im Leben der betreffenden Holzpflanzen. — Zunächst habe ich das Blattcambium in allen untersuchten Fällen aufgefunden; meist ist nur ein centrales Gefässbündel in der Hauptrippe des Blattes vorhanden, bei *Senecio denticulatus* aber mehrere; im ersteren Falle war, der bedeutenderen Grösse des einzigen Gefässbündels entsprechend, auch das Cambium deutlicher als im letzteren. Die Thätigkeit dieses Meristems beginnt mit der vollen Entfaltung der Blätter und producirt zunächst grosslumige Gefässe und Libriform; im October geht noch die Bildung von Frühlingsholz vor sich; im November lässt sich bereits eine Verengerung der Elemente wahrnehmen, und Ende December war das Dickenwachsthum im Hauptnerv des Blattes von *Cryptocarya, Pitavia, Aextoxicum* bereits abgeschlossen. Die zuletzt gebildeten Holzzellen in der Hauptrippe von *Eriobotrya japonica* weisen nicht die gewöhnliche tangentiale Streckung auf, weil die Cambiumzellen selber nicht die entsprechende parallelepipedische, sondern eine polyedrische Form besitzen. —

Von besonderem Interesse war zu verfolgen, ob sommer- und immergrüne Blätter hinsichtlich der zeitlichen Ausdehnung jenes Dickenwachsthums sich verschieden verhalten. Es ergab sich, dass

---

1) Kupffender, Beiträge zur Anatomie der Globulariaceen und Selaginaceen; und zur Kenntniss des Blattcambiums. Erlangen 1891. Mir nur zugänglich in Engler's Jahrbüchern, XVII, Literaturbericht, p. 29.

ein Unterschied nicht stattfindet, dass also gegen den December hin die Cambien beider in Ruhe verharren, wenn auch das der immergrünen Blätter energischer in Thätigkeit gewesen ist als das der sommergrünen. Ferner stellte sich heraus, dass in den persistirenden Blättern eine erneute Thätigkeit des Cambiums im folgenden Frühjahr durchaus nicht stattfindet, und dass es demgemäss auch an [illegible] charakterisirten Zuwachszonen fehlt. Sogar [illegible] und an der Basis über 5 mm im Durchmesser [illegible] Blätter von *Guevena avellana* machte [illegible] von dieser Regel.

[illegible] über das Dickenwachsthum.

[illegible] Paragraphen geschilderten [illegible] im Baumleben gestatten vielleicht einige [illegible] das Dickenwachsthum des Stammes im Allgemeinen [illegible] Problem zu beleuchten, welches bekannt- [illegible] Vordergrund des bota- [illegible]

[illegible] Abschnitte aus grösseren [illegible] behandeln, lassen sich je nach den [illegible] bringen. Ohne auf [illegible] derselben einzugehen und mit Verzicht [illegible] lassen sie sich in Kürze charak- [illegible] erblicken in der nach ihrer [illegible]



welche durch das Bedürfniss von neuen Leitungsbahnen in Folge der Entfaltung der neuen Blätter bedingt werden. Es liegt, wie gesagt, nicht im Plane der vorliegenden Aufzeichnungen, über die von den erwähnten Autoren gegebenen Darstellungen ausführlich zu referiren, zumal da jeder von ihnen die Anschauungen seiner Vorgänger von seinem eigenen Standpunkt aus beleuchtet; es sollen hier nur einige Materialien zur Entscheidung der Frage beigesteuert werden.

Vom logisch formalen Standpunkte aus können die in den successiven Vegetationsperioden gebildeten Zuwachse sich an einander legen, dass folgendes Schema zu Stande kommt.

I. Das Dickenwachsthum erfährt zu keiner Zeit eine Unterbrechung.
   A. Die zu verschiedenen Zeiten gebildeten Zuwachse sind unter sich gleich,
   B. Die zu verschiedenen Zeiten gebildeten Zuwachse sind unter sich ungleich
      1. nach Qualität.
      2. nach Quantität,
      3. nach Qualität und Quantität,

      } ihrer Elemente.

II. Das Dickenwachsthum wird durch eine in bestimmten Intervallen wiederkehrende Ruheperiode des Cambiums unterbrochen.
   A. Die periodischen Zuwachse sind einander gleich, ein histologischer Unterschied von Frühlings- und Herbstholz fällt also weg.
   B. Die periodischen Zuwachse sind von einander verschieden
      1. nach Qualität (z. B. die Libriformzellen des Herbstholzes sind quer gestreckt);
      2. nach Qualität (z. B. das Herbstholz hat weniger Gefässe als das Frühlingsholz);
      3. nach Qualität und Quantität (z. B. das Herbstholz hat quergestreckte Libriformzellen und weniger Gefässe als das Frühlingsholz).

Von diesen als logisch möglich hingestellten Fällen brauchen und werden auch nicht alle thatsächlich verwirklicht sein. Die unter I aufgeführten Möglichkeiten finden vielleicht nur angenäherte

Realisirung, z. B. durch die oben erwähnte *Lavatera;* von den unter II aufgezählten ist der Fall A vielleicht überhaupt unmöglich und ev. von I A histologisch nicht zu unterscheiden; dagegen dürfte der Fall II B 3 der häufigste sein und in vielfachen Modificationen vorkommen, da ja das Holz aus verschiedenen Elementen besteht, deren Entwickelung zwar nicht völlig unabhängig von einander erfolgt, aber doch zahlreiche Abstufungen zulässt. Diese theoretische Ausführung soll nur von Anfang an auf die Complicirtheit des Problems aufmerksam machen, welche sich thatsächlich in eine Reihe von Specialproblemen auflöst; denn es handelt sich nicht bloss darum, zu ergründen, warum das Dickenwachsthum eine periodische Unterbrechung erfährt, sondern auch darum, weshalb während des Dickenwachsthums gerade dieses und nicht ein anderes Gewebeelement in das Maximum oder Minimum seiner Entwickelung tritt. Dazu kommt noch, was die Frage immer mehr complicirt, das Auftreten mehrfacher Zuwachszonen innerhalb derselben Vegetationsperiode, also die Verdoppelung der Jahresringe, welche mit den normalen Jahresringen die gleichen ursächlichen Bedingungen haben; ob aber alle kreisförmigen oder bogigen Grenzlinien, welche gelegentlich im Holzkörper beobachtet werden, zu ihnen gehören, möchte ich nicht entscheiden.

Mit absichtlicher und ausschliesslicher Beziehung auf die an chilenischen Hölzern gemachten Erfahrungen erblicke ich den wesentlichen Unterschied des Herbst- vom Frühlingsholz darin, dass das erstere weniger zahlreiche und kleinere Gefässe besitzt als das letztere, wodurch als Correlationserscheinung in jenem das Libriform mächtiger sich ausbildet als in diesem; dabei betrachte ich die Entwickelung der Gefässe als den für die Ausgiebigkeit der Holzzell-Bildung massgebenden Factor, weil gerade sie sowohl in Anlage als Ausbildung den Holzzellen voraneilen[1]). Der grösseren Querausdehnung der Libriform-Elemente im Herbstholze erkenne ich dann den Werth eines constanten Unterschiedes zwischen beiden Holzklassen zu, wenn, wie es auch fast ausnahmslos der Fall ist, die Cambiumzellen selber eine parallelepipedische Form haben; besitzen sie diese nicht, so ist auch unmöglich, dass die Holzzellen sie erhalten. Die bedeutendere Verdickung der Membran der Herbstholz-Elemente ist ebenfalls ein wichtiger Unterschied gegen das Frühlingsholz, aber noch weniger constant als der vorige,

1) Siehe oben p. 98.

und manchmal geradezu in sein Gegentheil verkehrt. In dem Grade nun, wie die aufgeführten Merkmale mit grösserer oder geringerer Constanz auftreten, haben sie für die theoretische Erklärung des Dickenwachsthums eine grössere oder geringere Bedeutung; demgemäss würde es sich hier zunächst darum handeln, den Grund aufzusuchen, warum die qualitative und quantitative Entwickelung der Gefässe im Frühlingsholze die der anderen Gewebeelemente übertrifft. Es ist nun von allen Forschern, am nachdrücklichsten von Jost, hervorgehoben worden, dass das normale Dickenwachsthum in directester Beziehung zu der Entfaltung der Anhangsorgane, der neuen Blätter, steht, deren Spuren sich direct in die Gefässe des neu entstehenden Jahresringes fortsetzen. Auch bei immergrünen Pflanzen beginnt, wie oben gezeigt wurde (§ 1), das Dickenwachsthum des Zweiges erst nach Entwickelung der jungen Sprosse, obwohl ja genug ältere Blätter vorhanden und sicher schon assimilatorisch thätig sind. Die beschleunigte und ausgiebige Bildung von Gefässen, welche auf lange, verticale Strecken im Zellverbande des Sprosses vor sich geht, hat nun den weitgehendsten Einfluss auf die Ausgestaltung des Zellnetzes, wie es im Querschnittsbilde zur Beobachtung kommt. Denn indem sie durch ihr gleitendes Wachsthum zwischen den übrigen Elementen, zumal zwischen Holzparenchym und Libriform sich hindurchdrängend, die Mittellamellen spalten und die Zellkörper polyedrisch abflachen, rufen sie jene Störungen in den anfänglich radialen Reihen parallelepipedischer junger Zellen hervor, die dem Frühlingsholz das bekannte unregelmässig gestaltete Zellnetz zuertheilen. Kommt dann im Herbste jene bisher so ausgiebige Entwickelung der Gefässe zur Ruhe, und werden wie Wieler es für die Tracheïden der Coniferen gezeigt hat, diese im Herbste immer kürzer, so mässigen sich auch jene durch das gleitende Wachsthum bedingten Störungen des primitiven Zellnetzes, bis es in den letzten Herbstholzreihen wieder die anfängliche parallepipedische (d. h. auf dem Querschnitte rechteckige) Form aufweist, welche den Cambiumzellen eigen ist und dem grosszelligen Frühlingsholze gegenüber leicht den Eindruck macht, als sei sie durch einen auf die betreffenden Elemente ausgeübten radialen Druck zu Stande gekommen, als habe ein solcher Druck jene Cambiumzellen verhindert, grössere Dimensionen anzunehmen. Die Sachs-de Vries'sche Rindentheorie hatte somit wenigstens den unmittelbaren Augenschein für sich. Nach der hier vertretenen Auffassung haben, um es kurz zusammen zu fassen, die Herbstholzzellen

ihre den Cambiumzellen entsprechende (und von einer radialen Mittellamelle bis zur anderen gemessen fast völlig gleiche) Querschnittsform deshalb erhalten, weil die betreffenden aus dem Cambium eben hervorgegangenen jungen Elemente infolge ihrer geringen Volumenzunahme weder andere in ihrer Ausbreitung gestört haben, noch von anderen, zumal durch keine weitlumigen Gefässe, gestört worden sind. Daraus ergiebt sich, dass der oben als in zweiter Linie stehend aufgeführte unterscheidende Charakter zwischen Frühlings- und Herbstholz, die bedeutendere Querausdehnung des Libriforms in letzterem, in ursächlichem Zusammenhang mit dem in erster Linie aufgeführten Unterscheidungsmerkmal steht, mit der bedeutenderen Ausdehnung der Elemente des Frühlingsholzes, zumal der Gefässe. Folglich wird das letztgenannte Merkmal in seiner Bedeutung noch verstärkt, und das Hauptproblem des Dickenwachsthums besteht in der Erklärung des Auftretens zahlreicher und weitlumiger Elemente im Frühlingsholz. Wenn auch dafür, wie für jede Wachsthumserscheinung, es schwierig sein dürfte, eine causalmechanische Erklärung zu geben, so lässt sich doch, wie oben bereits angedeutet, die betreffende Erscheinung verständlich machen als Correlat zu der Entfaltung der neuen Blätter und im Hinblick auf den im Frühjahr vorhandenen grösseren Wasserreichthum des Cambiums. Letzterer verdankt seine Existenz der Thätigkeit der Wurzelkraft und ist deutlich bemerkbar, ehe das Cambium seine Function beginnt. In dem Maasse, als die der Blattentwickelung parallel laufende Cambialthätigkeit mit der Bildung von Gefässen vor sich geht, schwindet jener Wasserreichthum allmählich, und zwar wird das Tempo seiner Abnahme durch das Nachlassen der Wurzelkraft und die Zunahme der Transpirationsgrösse bestimmt, dergestalt, dass die an sonnigen, dem Winde ausgesetzten Klippen wachsenden Sträucher auch ihr Dickenwachsthum zeitiger einstellen und geringere Zuwachse produciren, als die in geschützten Lagen wachsenden Exemplare gleicher Art; so erinnern die Zwergsträucher von *Littraea*, *Collignaya*, wie sie den vereinten Einflüssen von Sonnenschein und Wind an den in's Meer abfallenden Klippen südlich vom Rio Maule ausgesetzt sind, in ihrem Habitus an die niedrigen *Adesmia*-, *Anarthrophyllum*- und *Berberis*-Büsche der Hochcordillere, bei deren Entstehung ausser Insolation und heftiger Bewegung der Atmosphäre noch die Durchkältung des Bodens im Winter in Betracht kommt. Die Bedeutung der Transpiration für das Dickenwachsthum ist seit lange bekannt; sie ist als ein Regulator aufzufassen, der Schnelligkeit

und Ausgiebigkeit der cambialen Thätigkeit regelt, aber durchaus nicht allein über Beginn und Ende derselben entscheidet. Ihr grosser Einfluss lässt sich auch noch indirect anschaulich machen. Der feinere Bau des Blattes sowohl, als auch seine Gestalt und Richtung zeigen unverkennbare Beziehungen zur Grösse der von ihm zu leistenden Transpiration; da nun das Eintreten des Dickenwachsthums an die Entfaltung der Blätter geknüpft ist, so wird es in seinem Verlaufe mitbestimmt werden durch den Grad, bis zu welchem jene mit der zu leistenden Transpiration sich abfinden. Andererseits sind bereits im Vorstehenden (§ 1) Beispiele gegeben, die davor warnen, den Einfluss der Transpiration auf die cambiale Thätigkeit zu überschätzen; trotz ihres das ganze Jahr hindurch feuchten Standortes, an welchem also Wasserentziehung durch gesteigerte Transpiration nicht sich geltend machen kann, zeigen *Drimys Winteri* mit vollkommener Deutlichkeit, *Fuchsia macrostemma* weniger bestimmt die Bildung von Zuwachszonen. Es scheint also, dass letztere noch von einem weiteren Factor abhängen, und vielleicht kommen hierfür folgende Erwägungen in Betracht. Es ist eine seit lange den Botanikern und Gärtnern wohlbekannte Thatsache, dass man die ruhenden Knospen der Zweige nicht zu jeder beliebigen Zeit zum Austreiben bringen kann, sondern selbst unter den günstigsten Vegetationsbedingungen nur einen gewissen Vorsprung zu erzielen vermag. Man führt dies darauf zurück, dass die aufgespeicherten Nahrungsstoffe zunächst eine individuell verschieden lange Ruheperiode durchmachen müssen, ehe sie wieder in Umtrieb gesetzt werden können; während dieser Ruheperiode hat man sich chemische Umlagerungen innerhalb der Reservestoffe, eine Art Reifeprocess derselben vorzustellen, ohne ihn chemisch näher definiren zu können. Es liegt nun nahe, von diesen Erwägungen auf das uns beschäftigende Problem Anwendung zu machen; es ist sehr wohl denkbar, dass die Assimilate des Baumes, trotz des Vorhandenseins aller günstigen Lebensbedingungen, erst einen Ruhe- und Reifeprocess durchzumachen haben, ehe sie zur Ausgestaltung und Entwickelung neuer Sprosse und Blätter Verwendung finden können; und da jenes Austreiben der Wiederaufnahme des Dickenwachsthums voraufgehen muss, so ergiebt sich, dass das Cambium in Ruhe verharrt, so lange der genannte Reifeprocess noch nicht abgeschlossen ist. Die Dauer dieses Stillstandes der cambialen Thätigkeit ist individuell verschieden, bei *Fuchsia* z. B. kürzer als bei *Drimys*. Dies Verhalten findet ein vollkommenes

Analogon in dem vieler Samen; während einige zugleich mit ihrer morphologischen Reife auch die chemische besitzen, also sofort nach dem Freiwerden aus der Frucht keimen können *(Capsella)*, benöthigen andere nach erlangter morphologischer Reife noch längere oder kürzere Zeit, um die chemische zu erreichen *(Viscum album)*. Es ist a priori nicht unmöglich, dass manche (ich sage absichtlich durchaus nicht alle) zonenförmige Grenzen innerhalb des Zuwachses einer Vegetationsperiode ihre Existenz dem Ruhe- bezw. Reife-Bedürfniss der bis dahin gewonnenen Assimilate verdanken. Wie in § 1, No. 11 und 12 dargestellt wurde, bilden *Cryptocarya* und *Pitavia* innerhalb derselben Vegetationsperiode mehrere concentrische, aus Holzparenchym bestehende und dicht mit Stärke angefüllte Zonen, welche offenbar Ablagerungsstellen von Assimilaten sind: auch die thatsächlichen Jahresgrenzen werden hier durch eben solche Stärkezonen gebildet; also da, wo grössere Mengen Nährstoffe aufgespeichert werden, tritt Ruhe in der Thätigkeit des Cambiums ein, und die betreffenden Speicherzellen sind demgemäss nur unwesentlich von der ursprünglichen Form der Cambiumzellen verschieden. Was bei den genannten beiden Bäumen an histologisch charakterisirten Orten vor sich geht, kann bei anderen durch den Holzkörper zerstreut stattfinden, also der sinnlichen Wahrnehmung sich entziehen. Da nach der zuletzt geäusserten Anschauung die periodische Sistirung des Dickenwachsthums zum Theil auf innere Reifezustände der Assimilate zurückzuführen ist, so ist es verständlich, dass sie auch dann auftritt, wenn die äusseren Lebensbedingungen ein fortdauerndes Wachsthum gestatten, also in den feuchtwarmen Tropen. Eben gerade die Thatsache, dass auch tropische Bäume eine Periodicität des Dickenwachsthums erkennen lassen, legt es nahe, nicht bloss an die durch die Lebenslage bedingten ursächlichen Verhältnisse zu denken. Sobald aber durch periodisch wiederkehrende Trockenperioden eine ein gewisses Maass übersteigende Intensität der Transpiration hervorgerufen wird, vermag diese, wie oben ausgeführt, modificirend in den Verlauf des Dickenwachsthums einzugreifen, d. h. es zu einem früheren oder späteren Abschluss zu bringen, als es ohne sie geschehen wäre. Dann gilt der Satz, dass die trockene Zeit des Jahres zugleich die Ruhezeit ist[1]). Für die in Betracht kommende Provinz Chiles hat dieser Satz keine volle Gültigkeit. Denn die Regen beginnen

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie II, p. 109.

durchschnittlich im Mai und endigen, einzelne Güsse abgerechnet, im August; durchaus sonniges Wetter kann gewöhnlich von November bis Mai angenommen werden. Nach den Darstellungen von § 1 fällt aber die Periode des Dickenwachsthums in die Monate von Mitte September bis März, umfasst also den Ausgang der Regenzeit und den Hauptheil der Trockenperiode. Es ist aber doch zu bedenken, dass für die Pflanzenwelt nicht nur der Feuchtigkeitsgrad der Atmosphäre, sondern auch ebenso der des Erdreiches in Frage kommt, und daraus wird verständlich, dass der Eintritt der Regenzeit nicht auch den des Wiedererwachens der von der Transpiration regulirten Lebensfunctionen der Holzpflanzen bedeutet, deren Wurzelsystem tief in den ausgedörrten Erdboden hinabreicht; andererseits hält die Periode dieser Lebenserscheinungen auch solange bis in die trockene Zeit hinein an, bis wieder das Erdreich in die betreffende Tiefe ausgetrocknet ist, bis also der Wurzeldruck noch Wasser zu heben vermag. An der zum Wachsen nöthigen Temperatur dürfte es den Pflanzen während der Zeit von März bis September schwerlich fehlen, da unterdessen viele Einjährige und auch Stauden mit tiefer gelegenen Wurzeln Blätter und Blüthen treiben. — Die Intensität des Dickenwachsthums scheint im Anfang, zumal im November, am grössten zu sein; ich hatte angefangen gleichalterige Sprosse derselben Art und möglichst gleichen Standortes hinsichtlich der monatlichen Intensität des Dickenwachsthums zu vergleichen durch Zählung der seit Beginn der cambialen Thätigkeit gebildeten Zellreihen des Jungzuwachses; aber die erhaltenen Werthe fielen so verschieden aus, vermuthlich wegen bedeutender individueller Schwankungen, dass sie vollständig unbrauchbar waren und die Untersuchung aufgegeben wurde. — Die erste Andeutung des Schlusses des Dickenwachsthums ist in dem Kleiner- und Spärlicherwerden der Gefässe des Blattstieles und der Hauptnerven der Blätter wahrzunehmen, eine Erscheinung, welche, wie oben erwähnt, Ende November oder im Laufe des December zu constatiren ist, sobald die Blätter völlig ausgewachsen sind und zu einer Zeit, in welcher auch viele Einjährige und Stauden ihre Lebensthätigkeit mit Reifung und Aussäung der Samen abgeschlossen bezw. in den Ruhezustand eingetreten sind. Von den Blattnerven aus pflanzt sich dann die Sistirung der Volumenzunahme der Achse nach abwärts fort und erreicht, wie wir gesehen, ungefähr im März die 2—3jährigen Sprosse; ältere Stämme und Wurzeln kamen nicht zu systematischer Untersuchung; doch ist sicher, dass jene ebenfalls

periodische Unterbrechungen ihres Dickenwachsthums erfahren. — In manchen Fällen ist es nicht bloss das mikroskopisch zu constatirende Kleiner- und Spärlicherwerden der Gefässe, welche das Aufhören der Zuwachstkätigkeit signalisirt, sondern die an *Drimys, Pitavia* etc. gemachte Beobachtung, dass sogar die gesammten Flächen der gegen den Herbst hin gebildeten Blätter kleiner werden. Zu einer theoretischen Würdigung des Zuwachs-Problemes dürfen demnach nicht nur die an Achsen irgend welchen Alters gemachten Beobachtungen zu Grunde gelegt, sondern es müssen auch die einschlägigen an Laubblättern gewonnenen Erfahrungen berücksichtigt werden. —

Für den soeben angegebenen Zweck kommen nun schliesslich noch solche Fälle in Betracht, in denen der regulirende Einfluss der Transpiration deshalb fast ganz ausser Spiel bleibt, weil diese selbst auf ein Minimum beschränkt ist; ich meine das Dickenwachsthum der Fruchtstiele unter dem Einflusse der sich entwickelnden, nur spärlich mit Spaltöffnungen versehenen, zumal fleischigen Früchte. Er hat mit den Zuwachserscheinungen der Sprosse zunächst das Gemeinsame, dass es nur unter gleichzeitiger Entwickelung von Anhangsorganen vor sich geht, deren Gefässe in directer Verbindung mit denen des in die Dicke wachsenden Organes stehen; dass dies in dem einen Fall ein Blatt, in dem anderen eine junge Frucht ist, kommt erst in zweiter Linie in Betracht. Die von verschiedenen Autoren ausgeführten Untersuchungen über Bau und Entwickelung der Fruchtstiele haben den Erweis erbracht, dass an den Trägern mehrblüthiger Inflorescenzen das Dickenwachsthum zunächst genau da unterbleibt, wo unbefruchtete Blüthen stehen geblieben resp. abgefallen sind, und dass an den betreffenden Orten die Gewebe lange Zeit ihren meristematischen Charakter behalten, bis sie schliesslich durch das geförderte Wachsthum der umgebenden Theile in Mitleidenschaft gezogen werden. Wenn nun auch Blätter und sich entwickelnde Früchte als Anhangsorgane in die Dicke wachsender Gebilde in Parallele gesetzt werden dürfen, so weisen sie doch andererseits tiefgehende Unterschiede auf; das Blatt ist in der Hauptsache ein Assimilate bereitendes und ableitendes und dabei in seinen Functionen sehr von der Transpiration beeinflusstes Organ; die junge Frucht dagegen ein Assimilate an sich ziehendes und von der Transpiration in Folge der spärlichen Spaltöffnungen wenig berührtes Gebilde. Der Stiel des Blattes sowohl wie der der Frucht sind von plastischen Stoffen durchströmte und daher vom

anatomisch-physiologischen Standpunkte aus vergleichbare Organe. Aber während es für den Blattstiel als Träger des Blattes selbstverständlich erscheint, dass der Durchmesser der zuletzt gebildeten Gefässe immer enger wird, könnte man für den Fruchtstiel wegen des regen und umfangreichen Transportes von Baustoffen besonders weite und gleichmässig über den Querschnitt vertheilte Gefässe erwarten; es scheint aber, dass sie nur in der ersten Zeit der Volumenzunahme der jungen Frucht in Anspruch genommen werden, während späterhin die Dickenzunahme beispielsweise der Kirschen- und Birnenstiele nicht sowohl dem entsprechenden Wachsthum des Holzkörpers, sondern des Rindenparenchyms zuzuschreiben ist. Dieses vermittelt denn auch den Transport der Kohlenhydrate, wie mich hinsichtlich des Zuckers einige mit Fehling'scher Lösung an Kirschenstielen vorgenommene Untersuchungen lehrten.

Santiago de Chile, 13. Juli 1896.

Beobachtungen über Bildung und Regeneration des Periderms, der Epidermis, des Wachsüberzuges und der Cuticula einiger Gewächse.

Von

H. Tittmann.

Periderm und Epidermis werden passend als Hautgewebe bezeichnet. Ihre physiologische Aufgabe besteht darin, den inneren Geweben eines Theils einen genügenden Abschluss gegenüber der Aussenwelt zu verleihen, anderen Theils aber auch den Verkehr mit dieser in zweckentsprechender Weise zu ermöglichen. Bei einer so directen Beziehung, welche das Hautgewebe zur Aussenwelt hat, ist es von Interesse zu erfahren, welchen Einfluss die einzelnen Factoren der letzteren auf die Ausbildung des Hautgewebes, wie auch auf die Regeneration desselben ausüben. Vorliegende Arbeit, welche auf Anregung und unter Leitung des Herrn Geheimrath Prof. Pfeffer entstanden ist, soll einen Beitrag zu der angeregten Frage liefern.

Ich kann es mir nicht versagen, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrath Prof. Pfeffer, für die vielen Anregungen, die ich von ihm empfangen, meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Nicht minder gebührt derselbe Herrn Dr. P. Klemm, dem alle Zeit liebenswürdigen und hilfsbereiten Assistenten am botanischen Institut zu Leipzig.

Unsere Aufgabe gliedert sich naturgemäss in zwei Abschnitte. Der erste wird sich mit der Frage nach der Bildung und Regeneration des Periderms beschäftigen, während der zweite in analoger Weise die Epidermis sammt Wachsüberzug und Cuticula behandeln wird.

I. Bildung und Regeneration des Periderms.

Ueber den Bau und die Entwickelung des Korkmantels, der bei Gewächsen mit ausgiebigem secundären Dickenwachsthume die Stelle der Epidermis vertritt, weist die botanische Literatur eine

grosse Anzahl eingehender Untersuchungen auf. Es sei erinnert an die Arbeiten von Mohl (1), Hanstein (2), Sanio (3), Müller (4), Vesque (5), Möller (8), Gerber (9), A. Weiss (11), Ross (12, 16), Gregory (13), Duliot (14, 15, 17), J. E. Weiss (20) u. A., deren Resultate zum grossen Theil bereits in den Lehrbüchern für Botanik niedergelegt sind und daher als bekannt gelten dürften[1]).

Ueber die chemischen Eigenschaften des Korkes liegen Untersuchungen vor von Höhnel (6), Kügler (10), Gilson (21), Flückiger (23) und Wisselingh (23, 24).

Die physiologische Bedeutung des Korkgewebes finden wir besonders hervorgehoben in den Lehrbüchern über Pflanzenkrankheiten von Sorauer (25) und Frank (26) unter dem Capitel: Wundenheilung.

Kny (18) hat uns ferner bekannt gemacht mit einigen äusseren Einflüssen, von welchen die Bildung des Wundperiderms (bei Knollen) abhängig ist. Er fand, dass das Licht, wie die Orientirung der Wundfläche und ein geringer Druck ohne wesentlichen Einfluss auf die Peridermbildung sind. Dagegen zeigte sie sich abhängig von der Wärme, von Feuchtigkeit und von Sauerstoff. Knollen, die vorher im Eisschranke lagen, waren anderen gegenüber in der Zelltheilung etwas bevorzugt. Die bei der Bildung des Wundperiderms an Knollen stattfindenden Zelltheilungen werden durch einen mittleren Feuchtigkeitsgehalt der Luft am meisten begünstigt. Wurde den verletzten Knollen der Sauerstoff entzogen, indem sie mit einer Wasserstoffatmosphäre umgeben wurden, so war innerhalb 12 Tage keine Theilung eingetreten.

Ausserdem untersuchte Kny noch den Einfluss von Wasserstoffsuperoxyd, von Quecksilber- und Joddämpfen.

Meine Versuche beschäftigten sich zunächst mit dem Einflusse des Druckes auf die Bildung des Periderms an jungen Zweigen dikotyler Holzgewächse. Das Ergebniss derselben sei an erster Stelle mitgetheilt.

1. Bildung des Periderms an jungen Zweigen bei aufgehobenem Dickenwachsthume.

Die verschiedenen Gewebe, welche den Pflanzenkörper zusammensetzen, befinden sich im Zustande der Spannung. So übt die Rinde

[1]) Siehe Literaturverzeichniss am Ende der Arbeit.

der Holzgewächse einen nicht unbedeutenden Druck auf die Cambiumzellen aus.

Bekannt ist, dass de Vries[1]) aus der Rindendrucksteigerung auf dieselben gegen den Herbst hin die Bildung des englumigen Herbstholzes zu erklären suchte, was jedoch Krabbe[2]) experimentell widerlegt hat. Derselbe fand, dass das im Cambiumringe bestehende Verhältniss zwischen Wachsthum und Zelltheilung von einer Rindendrucksteigerung unberührt blieb; d. h. eine Cambiumzelle, die sich unter normalen Verhältnissen jedes Mal bei einer radialen Ausdehnung, z. B. von 10 μ, durch eine Tangentialwand theilt, wird auch unter gesteigertem Rindendruck ihr Verhalten nicht ändern; sie wird sich, solange überhaupt Wachsthum möglich ist, nicht früher und nicht später theilen, als bis sie ihre normale Ausdehnung erreicht hat. Um diese zu erlangen, müssen die Cambiumzellen unter Umständen ungeheure Kräfte entfalten, deren Maass weit über zehn Atmosphären betragen kann. Die jungen, streckungsfähigen Holzzellen dagegen werden von einem Drucke in verhältnissmässig viel höherem Maasse beeinflusst als die Zellen des Verdickungsringes, und das ist der Grund, warum unter gesteigertem Rindendruck kleinere Zellen als sonst zur Ausbildung gelangen.

Aber nicht nur das Cambium steht im normalen Verlaufe des Dickenwachsthums unter Druck, sondern einen solchen erleidet auch das Phellogen von seiten der darüber liegenden Korkschichten[3]). Es lag nun nahe, diesen Druck zu vergrössern, ja bis zur vollständigen Sistirung des Dickenwachsthums zu steigern, um dann unter solchen Verhältnissen die Bildung des Periderms zu beobachten. Um diese von Anfang an verfolgen zu können, verwendete ich zu meinen Versuchen junge, diesjährige Zweige verschiedener Holzgewächse, noch bevor die Peridermbildung an ihnen begonnen hatte. Aus praktischen Gründen wählte ich solche aus, die bereits im ersten Jahre eine ansehnliche Korkschicht ausbilden. Die jungen Zweige wurden im Mai auf eine Länge von ca. 10 cm eingegypst,

---

1) Ueber den Einfluss des Druckes auf die Ausbildung des Herbstholzes. Flora 1872, p. 241. — Ueber den Einfluss des Rindendruckes auf den anatomischen Bau des Holzes. Flora 1875, p. 97. — De l'influence de la pression du liber sur la structure des couches ligneuses annuelles. Extrait des Archives Néerlandaises, 1876.

2) Ueber das Wachsthum des Verdickungsringes und der jungen Holzzellen in seiner Abhängigkeit von Druckwirkungen. Berlin 1884.

3) Cf. Krabbe, l. c., p. 18—20 und p. 75—77.

so dass das fernere Dickenwachsthum dieser Zone vollständig aufgehoben war. Die Versuche spitzten sich nun auf Beantwortung der Frage zu: Kommt das Periderm zur Ausbildung, wenn der Zweig am Dickenwachsthum gehindert ist?

Die Methode des Eingypsens brauche ich hier des Näheren nicht zu schildern, da sie von Pfeffer[1]) ausführlich beschrieben worden ist, und seitdem wohl schon von manchem Botaniker als ein ausgezeichnetes Hilfsmittel bei physiologischen Untersuchungen Verwendung fand. Es sei nur bemerkt, dass die Gypsverbände genügend dick sein müssen, da sie sonst zersprengt werden. Ich umwickelte sie daher der Vorsicht halber noch mit Bindfaden. Auch muss man durch geeignete Stützen dafür sorgen, dass die noch wenig festen Zweige durch das Gewicht des Gypsblockes und durch Windstösse nicht abgebrochen werden. In der Gypshülle blieben die Zweige so lange, bis die Korkbildung unter normalen Verhältnissen lebhaft vor sich gegangen war (Juni, Juli und später). Zur mikroskopischen Untersuchung benutzte ich nur das in der Mitte des Gypsblockes liegende Zweigstück, da an den Rändern in der Regel noch Dickenwachsthum stattgefunden hatte, weil hier der Gyps nicht eng genug anschloss. Zum Vergleiche wurden Schnitte aus dem unter- und oberhalb des Verbandes befindlichen Zweigstücke herangezogen.

Sambucus nigra L.

Ein junger, diesjähriger Zweig war eingegypst vom 15. Mai bis 19. Juni. Bei Beendigung des Versuches zeigte die subepidermale Zellenreihe den Beginn der Korkbildung. Dieselbe Zellenlage ist auch die Initialschicht für die Peridermbildung unter normalen Verhältnissen, eine Verschiebung derselben hatte also nicht stattgefunden. Es war in den meisten Zellen die erste Querwand, in einigen schon die zweite gebildet. Oberhalb des Gypsblockes zeigte der Zweig zwei, in einigen drei Querwände, ebenso viel unterhalb. Zweige derselben Pflanze, die später vom Gypse befreit wurden, wiesen folgende Verhältnisse auf:

Eingegypst 12. Mai bis 24. Juli	3—4	Querwände;
normal	5	„

1) Berichte der Königl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch., 1892, p. 539. — Ferner: Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. Abhandl. der Königl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch., 1893, p. 238 ff.

Eingegypst 15. Mai bis 24. October . . . 4—5 Querwände;
normal . . . . 5—6 „
Eingegypst 15. Mai bis 3. November . . 5—6 Querwände;
normal . . . . 8 „

Viburnum Opulus L.

Eingegypst 19. Mai bis 25. Juli . . . . 0 Querwände;
normal . . . . 2—3 „
Eingegypst 19. Mai bis 9. November: im Allgemeinen 0, nur an den Kanten des Stengels waren 2—3 Korkzellen entstanden;
normal . . . . 5—6 Querwände.

Viburnum lantana L.

Eingegypst 16. Mai bis 25. Juli . . . . 3—5 Querwände;
normal . . . . 6 „

Ailanthus glandulosa Desf.

Eingegypst 12. Juni bis 24. Juli . . . 2—3 Querwände;
normal . . . . 8—10 „

Ribes aureum Pursh.

Eingegypst 16. Mai bis 19. Juni . . . . 4 Querwände;
normal . . . . 7—8 „

Acer platanoides L.

[redacted]

Aus den hier vorgeführten Versuchen geht zunächst hervor, dass an jungen, diesjährigen Zweigen trotz der Aufhebung ihres Dickenwachsthums die Bildung des Periderms stattfindet. Ein ursächlicher Zusammenhang zwischen Dickenwachsthum und Korkbildung besteht also nicht in dem Maasse, dass die Vergrösserung des Radius nothwendig die Bildung eines Periderms zur Folge hat. Vielmehr findet diese auch statt, wenn die Pflanze nicht in die Dicke wachsen kann und ihr die Epidermis erhalten bleibt. Es muss dies besonders hervorgehoben werden, da ein gegentheiliger Schluss nach den bisherigen Erfahrungen sehr naheliegend ist, aber, wie man sieht, ganz unzutreffend wäre. Hingegen scheint die Länge der Zeit bei der Bildung des Periderms ein entscheidendes Moment zu sein. Hat der Zweig ein bestimmtes Alter erreicht, so setzt die Korkbildung in der prädestinirten Initialschicht ein, ohne dass er eine bestimmte Dicke erreicht haben müsste. Betreffs der Initialschicht ist bei allen Versuchen zu bemerken, dass sie dieselbe ist wie unter normalen Verhältnissen; eine Verlegung derselben etwa in tiefere Zellreihen war nicht zu beobachten. Die Grösse der unter Druck entstandenen Korkzellen war im Allgemeinen annähernd die gleiche wie die der unter normalen Verhältnissen gebildeten, zuweilen jedoch waren sie ein klein wenig flacher als diese, doch war dieser Unterschied kaum bemerkenswerth. Hingegen tritt ein auffallender Unterschied hervor, wenn wir die Anzahl der entstandenen Korkzellen vergleichen. Dieselbe war in fast allen Versuchen mehr oder weniger zurückgeblieben hinter der, welche unter normalen Verhältnissen erreicht wurde. Die eben angeführte Thatsache einer verzögerten Korkbildung unter Gypsverband steht im Einklange mit Beobachtungen Newcombe's[1]), welche an *Forsythia viridissima*, *Phytolacca divica*, *Dahlia variabilis* und *Melianthus major* gemacht wurden. Newcombe fand an diesen vier Pflanzen ebenfalls, dass „the cork-formation appears more tardily within the limits of the casts than outside".

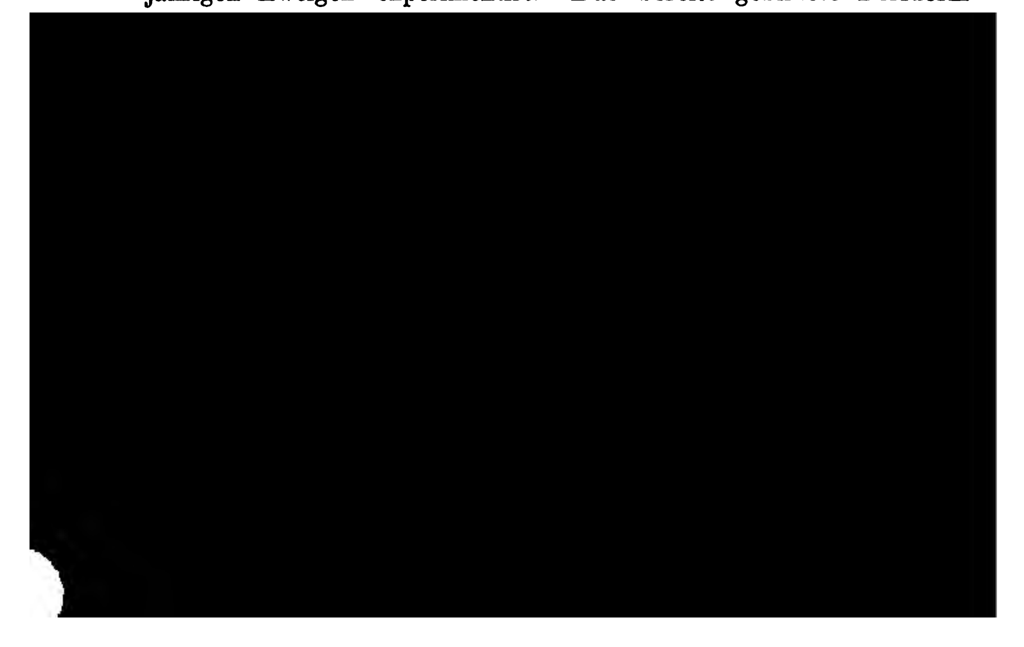
Es ist offenbar, dass die Verzögerung der Korkbildung in dem mechanischen Widerstande des Gypsblockes seine Ursache hat. Wie aber dieser Widerstand des Näheren wirkt, dass eine solche Verlangsamung zu Stande kommt, ist nicht ohne Weiteres abzusehen. Man könnte daran denken, dass ein Absterben der äusseren Rinden-

1) The influence of mechanical resistance on the development and life period of cells. From the Botanical Gazette, Vol. XIX, 1894.

schicht, veranlasst durch den Druck des Gypsverbandes, stattfände und nachher den Anstoss zur Korkbildung gäbe. Diese Vermuthung liegt um so näher, da es im Pflanzenreiche eine sehr häufige Erscheinung ist, dass todte Gewebe von lebendigen durch eine Korkschicht abgeschlossen werden. Allein bei Durchmusterung der Rindenzellen erwiesen sich diese alle als lebendig; die gehegte Vermuthung wurde somit hinfällig. Es muss also der mechanische Widerstand als solcher verzögernd auf die Korkbildung wirken. Da von Pfeffer[1]) und Krabbe[2]) nachgewiesen ist, dass Zellen unter Druck sich nicht eher theilen, bis sie ihre normale Grösse erreicht haben, und da die Korkbildung nothwendig mit Zellenwachsthum und Zellenvermehrung verbunden ist, so folgt mit Wahrscheinlichkeit, dass die Verzögerung in der Korkbildung ihre Ursache darin hat, dass der mechanische Widerstand des Gypsblockes auf Wachsthum und Theilung der Phellogenschicht hemmend wirkt. In gleichem Sinne mögen von der anderen Seite auch die innenliegenden Gewebe wirken, die ja durch die Einschaltung des Korkmantels eine bedeutende Compression erleiden müssen und daher der Volumzunahme der Phellogenzellen ebenfalls einen bedeutenden Widerstand entgegensetzen werden.

2. Regeneration des Periderms an zwei- und mehrjährigen Zweigen bei aufgehobenem Dickenwachsthume.

Um die Bildung des Periderms bei aufgehobenem Dickenwachsthume weiter zu verfolgen, wurde nun mit zwei- und mehrjährigen Zweigen experimentirt. Das bereits gebildete Periderm



[redacted]

Solanum tuberosum L.

Es wurden zunächst Versuche mit der Kartoffel angestellt. Einige Knollen wurden halbirt und dann die Hälften mit einem Gypsblocke umgeben. Ich hielt dieselben in einer grösseren Glasschale, welche mit einer Glasplatte bedeckt war. In einem solchen halbfeuchten Raume bilden zerschnittene Kartoffelknollen nach Kny[1]) an der Schnittfläche leicht Kork. Als ich nach einigen Wochen die eingegypsten Hälften der Untersuchung unterwarf, zeigte sich ebenfalls eine Korkschicht. Diese hatte sich, wie an den Controlobjecten, dicht unter den verletzten Zellen gebildet und war auch von gleicher Dicke. Ein hemmender Einfluss des mechanischen Widerstandes des Gypsblockes auf die Korkbildung war also in diesem Falle nicht zu constatiren. Das Korkgewebe muss also noch genügend Spielraum gefunden haben, um sich ungehindert entfalten zu können.

Ailanthus glandulosa Desf.

Ein dreijähriger Zweig war nach Wegnahme des Periderms eingegypst vom 9. Juni bis 3. November. Dicht unter der Wundfläche war in dem Rindenparenchym ein Phellogen entstanden, welches 5—6 Korkzellen producirt hatte.

Juglans cinerea L.

Dreijähriger Zweig, eingegypst vom 24. Juli bis 8. November, hatte 5—6 Korkzellen erzeugt.

Ribes aureum Pursh.

Zweijähriger Zweig, eingegypst 6. Juni bis 23. Juli 7 Korkzellen.

Betula alba L.

Dreijähriger Zweig, eingegypst 5. Juni bis 18. Juli 0 Korkzellen. Die Rinde war abgestorben. 6. Juni bis 1. November 4 Korkzellen.

Salix rubra Huds.

Dreijähriger Zweig, eingegypst 1. Juni bis 19. Juli 6 Korkzellen.

Tilia grandifolia Ehrh.

Vierjähriger Zweig, eingegypst 1. Juni bis 19. Juli 6 Korkzellen.

1) l. c., p. 154.

Die Versuche zeigen, dass auch an mehrjährigen Zweigen trotz des aufgehobenen Dickenwachsthumes eine Bildung — in unserem Falle eine Wiederbildung — des Periderms stattfindet. Sie erscheint jedoch, wie ein Vergleich mit den folgenden Regenerationsvorgängen unter normalen Verhältnissen lehrt, diesen gegenüber etwas verzögert, was aus den früher erörterten Ursachen zu erklären ist.

3. Regeneration des Periderms unter normalen Verhältnissen.

Bei diesen Versuchen wurde im Freien an Zweigen geeigneter Pflanzen das Periderm auf eine Strecke von einigen Centimetern ringsum abgeschält. Es geschah dies sowohl an jungen diesjährigen Zweigen, welche bereits eine Korkhaut gebildet hatten, als auch an mehrjährigen Aesten. In allen Fällen trocknete das blossgelegte Rindenparenchym in seiner obersten Schicht ein. Dadurch fanden die tiefer liegenden Rindenzellen vorläufig einen Schutz gegen Verdunstung. Die weiteren Veränderungen in der Rinde nach Entfernung des Periderms sind aus den folgenden Versuchen zu ersehen.

a) Diesjährige Zweige.

Sambucus nigra L.

Normal	4 Korkzellen;
Ohne Periderm 24. Juli bis 8. November . .	7 „

Ailanthus glandulosa Desf.

Normal	14—16 Korkzellen;

[redacted]

Betula alba L.

Ohne Periderm 6. Juni bis 1. November 5—6 schmale Korkzellen.

Hier ist zu bemerken, dass die Regeneration des Periderms in den meisten Fällen unterbleibt, da die Rinde vollständig abstirbt. Die Heilung der Wunde erfolgt dann in der Regel durch eine Ueberwallung, welche besonders stark aus der oberen Wundlippe hervorquillt.

Ribes aureum Pursh.

Ohne Periderm 6. Juni bis 23. Juli . . . . 9 Korkzellen.

Die Versuche zeigen ausnahmslos, dass Holzgewächse, deren Periderm abgeschält wurde, unter normalen Verhältnissen dasselbe regeneriren. Die Regeneration geschieht aus dem Rindenparenchym. Einen vorläufigen Schutz der blossgelegten Rindenzellen gewähren die zunächst an der Oberfläche liegenden Gewebe, indem sie eintrocknen. Unter dieser eingetrockneten Schicht bildet sich ein Phellogen, welches nun einem neuen Periderm seinen Ursprung giebt. War die Korkhaut nicht ringsum abgeschält, sondern nur in Streifen entnommen, so schliesst sich das neue Periderm dem alten continuirlich an, so dass nun wieder ein vollständiger Abschluss der Rinde gegen die Aussenwelt hergestellt ist. Der Regeneration sind sowohl junge, diesjährige Zweige als auch mehrjährige Sprosse fähig. Im Allgemeinen erreicht die Zahl der regenerirten Korkzellen nicht die der normal gebildeten. Es ist dies von vornherein zu erwarten, da ja die Zeit eine kürzere ist. Eine Ausnahme macht jedoch der junge Zweig von *Sambucus nigra*. Hier hat die Entfernung des Periderms eine Beschleunigung in der Korkbildung zur Folge, so dass die regenerirte Schicht mächtiger wird als die normal gebildete; denn jene wies sieben, diese nur vier Korklamellen auf. Es sei hier erinnert an die Korkeiche, bei welcher nach Wegnahme des ersten spontan erzeugten Korkmantels ebenfalls eine lebhaftere Korkbildung angeregt wird, welche erst den technisch verwerthbaren Kork liefert.

4. Regeneration des Periderms im feuchten Raume.

Zu dieser Reihe von Versuchen benutzte ich Stecklinge holziger Gewächse. Ihre Länge betrug 20—30 cm. Nachdem ich ringsum oder auch nur theilweise einen Streifen des Periderms entfernt

hatte, wurden sie in Sand gepflanzt und mit einer tubulirten Glasglocke überdeckt. Der Tubus war mit einem Baumwollpfropfen verschlossen. Der Sand wurde immer feucht gehalten, so dass die Luft unter der Glasglocke einen hohen Grad von Feuchtigkeit erreichte. Um die Entwickelung von Pilzen einzudämmen, empfiehlt es sich, die Wundstellen mit reinem Wasser abzuspülen.

Da alle Pflanzen, mit denen experimentirt wurde, das gleiche Verhalten in der Regeneration des Periderms zeigten, sollen die Versuche sogleich summarisch besprochen werden, damit unnöthige Wiederholungen vermieden werden. Zur Untersuchung kamen: *Ailanthus glandulosa* 1. Juni bis 18. Juli, *Betula alba* 14. März bis 19. Mai, *Tilia alba* 1. Juni bis 19. Juli, *Viburnum Opulus* 1. Juni bis 19. Juli, *Salix rubra* 16. März bis 29. Mai, *Forsythia viridissima* 16. März bis 29. Mai.

Bei allen diesen Stecklingen wuchsen im feuchten Raume die obersten unverletzten Zellen zu langen Schläuchen aus und bildeten so über der Wundfläche einen Callus. Derselbe ist jedoch bei Weitem nicht so mächtig entwickelt, wie wir ihn gewöhnlich aus der basalen und apicalen Schnittfläche der Stecklinge hervorquellen sehen[1]), sondern erhebt sich nur wenig über das Niveau der Rinde. Anfangs sieht der Callus blass aus, später wird er braun. Das ist das Zeichen, dass in ihm die Korkbildung begonnen hat. Die mikroskopische Untersuchung lehrt, dass im Callus ein Phellogen entstanden ist, welches nun ein neues Periderm producirt. Dieses schliesst sich dem alten continuirlich an, wovon man sich leicht auf einem Längsschnitte überzeugen kann. Eine solche callöse Wucherung entsteht aber nur, wenn beim Abschälen des Periderms das Rindengewebe verletzt wurde, d. h. die oberflächlichen Rindenzellen mit entfernt wurden. Wird eine solche Verletzung vermieden, so unterbleibt die Callusbildung, und die Peridermbildung geht direct in den oberflächlichen Rindenzellen vor sich, ganz nach dem Modus wie bei den Zweigen im Freien, nur dass hier kein Eintrocknen der entblössten oberen Rindenschicht stattfindet. Ueberdies ist aus den Versuchen noch zu ersehen, dass die Verletzung der Rindenzellen den directen Anlass zur Callusbildung giebt.

---

1) Cf. meine Untersuchungen: Ueber Callusbildung an Stecklingen holziger Gewächse. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXVII, 1894, p. 164.

II. Regeneration der Epidermis.

1. Die Epidermis.

Eine Regeneration der Epidermis wurde bis jetzt noch nicht beobachtet, sondern es bildet sich — wie ein Vergleich der vorliegenden Versuche zeigt — nach Verletzung der Oberhaut eine Korkschicht, welche nun die Function jener übernimmt. Auf vielen Laubblättern stellen sich übrigens, wie Bachmann (7) gezeigt hat, auch im normalen Verlaufe der Entwickelung Korkwucherungen ein, deren Bedeutung jedoch unbekannt ist. Die negativen Resultate der bisherigen Untersuchungen veranlassten mich, der Regeneration der Epidermis von Neuem näher zu treten. Zu meinen Versuchen verwendete ich zunächst Blätter von *Succulenten*. Dieselben bieten den Vortheil, dass sich bei vielen derselben die Epidermis leicht abziehen lässt. Man schneidet mit einem scharfen Messer zunächst eine flache Wunde ein und kann dann mit einer Pincette die Epidermis erfassen und einzelne Streifen derselben abziehen. Diese Operation nahm ich zunächst mit Pflanzen im Freien vor. Als geeignetste Zeit erschienen mir trübe und regnerische Tage im Frühjahr und Sommer, da an solchen Tagen die Transpiration bedeutend herabgedrückt ist. Zum Versuche kamen sowohl völlig ausgewachsene als auch jüngere Blätter.

Die der Epidermis beraubten Blätter von *Sempervivum*, *Sedum* und *Echeveria* gingen sämmtlich durch Austrocknen zu Grunde, obwohl der einen Versuchsreihe ein drei Tage lang andauerndes Regenwetter zu Gunsten kam. Die Blätter verschiedener *Agave*- und *Aloë*-Arten dagegen hielten die Wegnahme einzelner Epidermisstreifen aus. Die blossgelegten Blattzellen trockneten zunächst oberflächlich ein, und darunter bildete sich eine Korkschicht; eine Regeneration der Epidermis trat in keinem Falle ein.

Nun stellte ich Versuche mit denselben Pflanzen im feuchten Raume an. Ich benutzte sowohl die ganze Pflanze als auch einzelne Blätter. Letztere enthalten in der Regel so viel Reservestoffe, dass ein weiteres Wachsthum stattfinden kann. Im feuchten Raume zeigten die Blätter ein wesentlich anderes Verhalten als im Freien. Sie blieben zunächst alle längere Zeit lebend, und die Wundstellen trockneten nicht ein. Die von der Epidermis entblössten Zellen wuchsen zu langen Schläuchen aus, und es bildete sich so über der Wunde ein Callus. In diesem differenzirte sich dann ein Phellogen,

welches eine Korkschicht producirte. Mit dieser ist die Heilung der Wunde erfolgt. Eine Regeneration der Epidermis war also auch hier nicht zu beobachten.

2. Regeneration der Wachsüberzüge.

Unsere Kenntniss über Beschaffenheit und Entstehung der Wachsüberzüge auf der Epidermis vieler Gewächse verdanken wir wesentlich den gründlichen Untersuchungen De Bary's[1]). Etwas Neues ist bis jetzt seinen Resultaten nicht hinzugefügt worden. Wohl aber kennzeichnet er schon den Weg, den künftige Forschungen bezüglich der Wachsüberzüge einzuschlagen haben. Die Frage, die noch offen steht, ist die nach der Regeneration der Wachsüberzüge. In De Bary's Arbeit finden sich bereits einzelne Beobachtungen hierüber, die theils von ihm selbst, theils von früheren Forschern gemacht worden sind. Dieselben erheben jedoch keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Daher machte ich es mir zur Aufgabe, sie zu vervollständigen. Kam es zunächst darauf an zu untersuchen, ob überhaupt eine Regeneration stattfindet, so musste des Weiteren darauf Rücksicht genommen werden, welchen Einfluss die äusseren Vegetationsbedingungen auf dieselbe geltend machen. Ehe ich jedoch in die Besprechung meiner Untersuchungen eintrete, seien De Bary's Mittheilungen angeführt: „Es ist bekannt, dass der aus Körnchen bestehende Reif sich leicht abwischen lässt, und dass er nach dem Abwischen von Neuem erzeugt wird, vorausgesetzt, dass der Pflanzentheil ein bestimmtes Alter nicht überschritten hat. Dasselbe gilt für die Stäbchenüberzüge — wenigstens



Treviranus[1]). Die äusseren Vegetationsbedingungen mögen gleichfalls auf die Regeneration von Einfluss sein, worüber noch Untersuchungen anzustellen sind. Bekannt ist durch Treviranus und Unger[2]) die ausserordentlich lange andauernde Fähigkeit, den entfernten Ueberzug zu erneuern, für die Früchte von *Benincasa*, welche, wenn gut gereift, Jahre lang frisch erhalten werden können. Eine im August 1868 gereifte hielt sich bei mir im Zimmer frei in einem offenen Glase stehend über 20 Monate vollkommen frisch, grün und saftig und erneuerte den Ueberzug mehrmals, zuletzt noch im 19. Monate der Aufbewahrung."

Zu meinen Versuchen wählte ich solche Gewächse aus, deren Wachsüberzug eine ansehnliche Dicke besass. Es hat dies den Vortheil, dass man leichter und deutlicher beobachten kann als an dünnen Ueberzügen. Im hiesigen botanischen Garten fanden sich als geeignete Objecte vor: *Ricinus communis*, *Macleya cordata*, *Rubus biflorus*, *Sedum spectabile*, *Sedum Sieboldii;* im Gewächshause verschiedene *Echeveria*-Arten: *E. Scheideckeri*, *globosa*, *metallica* var. *glauca*, *farinosa*.

Besonders die drei erst genannten erwiesen sich als sehr vortheilhaft, da bei ihnen die Regeneration des Wachses nicht allzu lange Zeit in Anspruch nimmt. Zu Versuchen im feuchten Raume sind sie ihrer Grösse wegen jedoch ungeeignet.

Ricinus communis L.

Bereifte Exemplare dieser Pflanze besitzen an ihrem Stengel einen dichten Wachsüberzug, welcher aus angehäuften Körnchen besteht, also nach De Bary einen sogenannten Körnchenüberzug darstellt. Anfang Juli wurde mit einem wollenen Läppchen oder mit dem Finger auf der ganzen Länge des Stengels ein Streifen des Wachsüberzuges weggewischt. Die Versuchspflanze hatte elf Internodien und war noch im Längenwachsthum begriffen. Nach vier Tagen war die Regeneration bereits erfolgt. Dieselbe hatte jedoch nicht an allen Internodien gleichmässig stattgefunden. An den beiden untersten, ältesten, war sie vollständig unterblieben. Am dritten Internodium setzte sie schwach ein und trat mit jedem

1) Physiologie der Gewächse, II. Bd., Bonn 1838, p. 42—46.

2) Wachsausscheidungen an einigen Pflanzentheilen. Sitzungsber. der Wiener Akademie, 1861, 43. Bd., II. Abtheil., p. 525.

folgenden, jüngeren Internodium immer deutlicher hervor. Am vollständigsten war der Wachsüberzug regenerirt an den allerjüngsten Zwischengliedern, doch auch bei ihnen konnte man noch, wenn auch nicht so deutlich wie an den älteren, den regenerirten Streifen von dem ursprünglichen Wachsüberzuge unterscheiden, ein Beweis, dass die regenerirte Schicht die Mächtigkeit des letzteren nicht ganz erreicht hatte. Wurde die wieder erzeugte Wachsschicht an den jüngeren Internodien abermals entfernt, so fand eine zweite Regeneration statt, die aber schwächer ausfiel als die erste. Als das Wesentlichste aus dem Versuche ist hervorzuheben, dass die Wiederbildung des Wachses am schnellsten und vollständigsten in den jüngeren Internodien erfolgt, also in den Zonen der Pflanze, in welchen die Entwickelung noch nicht beendet ist. Gewiss ist hierin ein ursächlicher Zusammenhang zu erblicken.

Aber nicht nur das Alter der Internodien, sondern auch das der ganzen Pflanze kommt bei unseren Versuchen in Frage. Eine junge *Ricinus*-Pflanze von vier Internodien zeigte bereits nach 24 Stunden wieder einen schwachen Anflug regenerirten Wachses. Nach drei Tagen (Mitte Juni) war derselbe an den oberen drei Internodien vervollständigt. Das unterste Glied kam hierbei nicht in Frage, da es von Anfang an ohne Wachs war. Wurde dagegen im August an einer älteren *Ricinus*-Pflanze, die bereits Blüthen ansetzte, das Wachs entfernt, so dauerte die Regeneration zehn bis zwölf Tage. Sie war auch nicht so tief herabgegangen wie an jüngeren Pflanzen. So setzte sie bei einem Exemplar von 15 Internodien erst beim siebenten ein und hatte an den obersten bei Weitem nicht die Mächtigkeit erlangt, wie sie jüngere Pflanzen aufweisen. Diese Beobachtungen zeigen, dass die Regenerationsfähigkeit des *Ricinus* für Wachs am schnellsten und ergiebigsten ist, solange noch ein lebhaftes Wachsthum stattfindet, dass jene hingegen allmählich abnimmt Hand in Hand mit dem allmählichen Erlöschen dieses gegen das Ende der Vegetationsperiode hin.

Da *Ricinus* unter gewöhnlichen Verhältnissen so leicht regenerirte, schien er mir für weitere Versuche sehr geeignet. Ich benutzte ihn daher auch, um zu beobachten, welchen Einfluss die Verdunkelung auf die Regeneration des Wachses ausübt. Nachdem an zwei mittleren Internodien ein Streifen des Wachsüberzuges entfernt war, wurde um diese Stelle des Stengels ein Cylinder aus schwarzem Papiere gelegt. Die Befestigung desselben geschah an Holzstäben, welche in entsprechender Weise um die Versuchspflanze

gesteckt wurden. Die beiden Oeffnungen des Cylinders, oben und unten, wurden ebenfalls mit schwarzem Papiere sorgsam verschlossen. Damit das Papier gegen Nässe geschützt war, wurde es mit geschmolzenem Wachs durchtränkt. Als ich nach 14 Tagen die Umhüllung entfernte, konnte ich beobachten, dass auch bei Lichtabschluss die Regeneration des Wachses stattgefunden hatte, und zwar ganz in derselben Weise wie unter normalen Verhältnissen. Für den ersten Augenblick schien zwar ein Unterschied zu bestehen. Es sah nämlich das verdunkelt gewesene Wachs, das regenerirte sowohl als auch das primäre, viel weisser aus als das der übrigen Internodien. Das hat aber seinen Grund nicht in einer Verschiedenheit des Wachses selbst, sondern in einer Verschiedenheit der darunter liegenden Epidermis. Der rothe Farbstoff nämlich, welcher häufig darin zu finden ist, war durch die Verdunkelung verschwunden, und der so geschaffene hellere Untergrund bedingte die Aenderung in der Farbe des Wachses. Dem Lichte ist hiernach eine directe Mitwirkung bei der Wiederbildung der Wachsüberzüge nicht beizumessen.

Ein ebenso günstiges Object für unsere Versuche wie *Ricinus* lernte ich kennen in

Rubus biflorus Buchan.

Dieser Strauch zeichnet sich ganz besonders durch reichliche Wachsbildung aus, so dass er mit seinen weissen Stämmchen und Zweigen eine augenfällige Erscheinung darstellt. Das Wachs wird hier ebenfalls in dicht gelagerten Körnchen abgeschieden. Die Regeneration desselben erfolgt ganz in derselben Weise wie bei *Ricinus*. Das Alter der Pflanze überhaupt, wie auch das Alter der einzelnen Internodien kommen hierbei wesentlich in Betracht. Dies geht aus folgenden Beobachtungen hervor. Sprosse von 12, 11 und 8 Internodien, von denen am 24. Mai in ihrer ganzen Länge ein Streifen Wachs abgewischt wurde, zeigten sich schon am folgenden Tage wieder schwach bereift. Bevorzugt waren wiederum die jüngsten Glieder. In den folgenden Tagen nahm die Schicht an Dicke zu, und die Regeneration schritt abwärts bis zum vorletzten Internodium, so dass am vierten Tage die Regeneration als beendet angesehen werden konnte. Einen Monat später vergingen bis zum Erscheinen des ersten Anfluges an den jüngeren Zwischengliedern schon drei Tage, und die vollständige Regeneration dauerte ent-

sprechend länger, schritt auch nur bis zum vierten Internodium abwärts.

An jungen Sprossen von *Rubus* kann die Regeneration des Wachses mehrere Male hintereinander erfolgen. Ich beobachtete dieselbe zum dritten und vierten Male. Sie nimmt jedoch mit dem fortschreitenden Alter des Sprosses immer etwas längere Zeit in Anspruch und fällt in Folge dessen auch allmählich schwächer aus. An obigen drei Stämmchen wurde das Wachs am 30. Mai zum zweiten Male abgewischt, am 1. Juni begann die Regeneration mit einem leichten Reif. Bis zum Erscheinen desselben bei der zum dritten und vierten Male erfolgenden Wiederbildung verstrich die Zeit vom 17.—21. Juni bezw. 29. Juni bis 5. Juli. Gewiss liesse sich die Regeneration noch öfter wiederholen. Nur müsste man die Versuche zeitig im Frühjahre beginnen und in möglichst kurzen Intervallen aufeinander folgen lassen.

Um den Einfluss des Lichtes zu studiren, wurden mittlere Internodien, von denen ein Streifen Wachs entfernt war, in der früher beschriebenen Weise verdunkelt. Es zeigte sich, dass auch bei *Rubus* das Licht an der Neubildung der Wachsschicht nicht wesentlich in Frage kommt.

Macleya cordata R. Br.

Auch diese Pflanze ist durch einen dichten, körnigen Wachsüberzug ausgezeichnet, der an jüngeren Exemplaren in kurzer Zeit regenerirt wird. Im Mai nahm die Regeneration nur 2—3 Tage in Anspruch, im Juni dagegen verstrichen 8 Tage bis dieselbe er-

[redacted]

Sedum.

Von *Sedum spectabile* Boreau und *Sedum Sieboldii* Sweet. wurde im Mai von jüngeren und jüngsten Blättern, sowie auch am Stengel ein Theil des Wachses abgewischt. Bis Ende Juli wurden die Pflanzen im Freien beobachtet, aber eine Regeneration des Wachses war an keiner derselben erfolgt. Es scheinen demnach dieselben diese Fähigkeit nicht zu besitzen. Es lässt sich demnach der Satz aussprechen: Pflanzen, welche Wachsüberzüge erzeugen, haben nicht eo ipso auch die Fähigkeit, dieselben zu regeneriren, sondern dies muss von Fall zu Fall erst durch das Experiment festgestellt werden. Einige Stellen am Stengel von *Sedum spectabile* hatten dort, wo das Wachs entfernt war, Kork gebildet. Da dieser jedoch sich nicht überall zeigte, konnte sein Auftreten nicht mit dem Entfernen des Wachses im Zusammenhange stehen, etwa in der Weise, dass er an Stelle des Wachses die Transpirationshemmung übernommen hätte. Er hatte sich vielmehr nur da gebildet, wo die Epidermiszellen durch Druck getödtet worden waren, also in Folge eines Wundreizes.

Mit *Sedum telephium* L. stellte ich Versuche im Gewächshause an. Anfang Januar wurden Wurzelknollen dieser Crassulacee in Töpfe gepflanzt und im Warmhause angetrieben. Die Wachsausscheidung erfolgte besonders am Stengel, an den Blättern nur schwach. Eine Regeneration der Wachsschicht war an keinem Theile der Pflanze zu beobachten. Die Blätter der in Erde gezogenen Exemplare zeigten der geringen Wachssecretion wegen eine grüne Farbe, während sie bei im Sande gezogenen und trocken gehaltenen Individuen dicht blau bereift erschienen. Es hatte hiernach den Anschein, als ob trockner Sandboden die Wachsausscheidung begünstige, was biologisch sehr begreiflich wäre. Allein ich möchte nicht sowohl die Ursache in einer gesteigerten Wachssecretion suchen als vielmehr in einer Vertheilung derselben Wachsmenge auf kleineren Raum; denn die Blätter der im Sande kultivirten Pflanzen besassen eine weit kleinere Lamina als die der in Erde gezogenen. Dass diese Ansicht Berechtigung hat, geht auch noch daraus hervor, dass die Blätter der in Erde befindlichen Exemplare, als sie gegen das Ende der vegetativen Entwickelung immer kleiner wurden, ebenfalls dicht bereift erschienen.

Eine Anzahl Töpfe wurde von Anfang an im feuchten Raume untergebracht, so dass die aus den Wurzelknollen hervorsprossenden

Pflanzen ihre ganze Entwickelung in einer ziemlich dampfgesättigten Atmosphäre durchmachen mussten. Eine Wachsausscheidung fand auch hier statt, aber sie war doch bei Weitem geringer als unter normalen Verhältnissen. Der Grund hierfür kann nur in der herabgedrückten Transpiration zu suchen sein. Feuchte Luft kann also die Wachsausscheidung nicht vollständig hindern, wohl aber bedeutend herabmindern.

Echeveria.

Es kamen zur Untersuchung: *Echeveria metallica*, *E. Scheideckeri*, *E. globosa*, *E. metallica* var. *glauca*, *E. farinosa*. Diese Pflanzen wurden Ende December, bis zu welcher Zeit sie sich in Winterruhe befanden, in das Warmhaus gestellt. Daselbst verblieben sie bis in den April zur Beobachtung. Einige Tage nach der Einstellung in das Warmhaus wurde von einer Anzahl jüngerer wie älterer Blätter das Wachs theilweise entfernt. Je ein Exemplar der genannten Pflanzen kam in den feuchten Raum, während die übrigen ohne Bedeckung blieben. An letzteren war bei Beendigung der Versuche im April eine Regeneration des Wachses nicht erfolgt. Viele der älteren Blätter, besonders wenn ihnen der Wachsüberzug fast vollständig genommen war, gingen zu Grunde, indem sie vertrockneten. Offenbar war dies eine Folge der gesteigerten Transpiration.

Bei den im feuchten Raume gehaltenen Versuchspflanzen war eine Regeneration der Wachsschicht ebenfalls unterblieben. Die neu hinzu gewachsenen Blätter zeigten eine viel schwächere Wachsschicht als die älteren, unter normalen Verhältnissen erwachsenen. [redacted]

Theil des Gewächses bereift erscheint. Ich versuchte an ihr den Einfluss einer submersen Lebensweise auf die Wachsausscheidung zu studiren. Zu diesem Zwecke wurden kräftige Sprosse im Bassin unter Wasser versenkt und hier durch angehängte Steine festgehalten. Die Blätter waren zunächst gar nicht benetzbar. Die Sprosse zeigten ein lebhaftes Längenwachsthum und eine energische Aufwärtskrümmung, wodurch sie bald wieder die Oberfläche erreichten. Sie wurden dann immer von Neuem untergetaucht. So hielt ich sie 2—3 Wochen. Die Blätter waren jetzt alle benetzt und auch etwas grösser geworden als die Luftblätter. Der Sprossgipfel mit seinen noch unentfalteten Blättern zeigte jedoch nach wie vor seinen Silberglanz, ein Beweis, dass hier die Wachsausscheidung noch stattfand. Dies fand ich auch bei der nun folgenden mikroskopischen Untersuchung bestätigt. Wenn ich Schnitte oder auch ganze Blätter auf dem Objectträger erwärmte, so rann das Wachs in Kügelchen zusammen. An den nächstfolgenden Blättern war nur noch wenig Wachs nachzuweisen und schliesslich fehlte es ganz. Es musste also nach und nach seine Ausbildung unterblieben sein. Aus dem Versuche ersehen wir, dass *Myriophyllum proserpinacoides* auch unter Wasser, also bei vollständig aufgehobener Transpiration Wachs ausscheiden kann, dass dieses aber an den älteren Gliedern der Pflanze nach und nach zu Grunde geht.

Zusammenfassung.

Pflanzen, welche Wachsüberzüge ausscheiden, haben nicht eo ipso auch die Fähigkeit, dieselben zu regeneriren.

Eine Regeneration des Wachses wurde nachgewiesen an *Ricinus communis*, *Rubus biflorus*, *Macleya cordata*. An den letzten beiden Pflanzen kann sie sogar mehrere Male hintereinander erfolgen.

Sie konnte dagegen nicht beobachtet werden an: *Sedum spectabile*, *S. Sieboldii*, *S. telephium*, *Echeveria metallica*, *E. Scheideckeri*, *E. globosa*, *E. metallica* var. *glauca* und *E. farinosa*.

Das Licht spielt bei der Regeneration direct keine wesentliche Rolle.

Feuchte Luft vermag die Wachsausscheidung nicht vollständig zu hemmen, wohl aber bedeutend herabzumindern.

Bei *Myriophyllum proserpinacoides* wird selbst unter Wasser Wachs ausgeschieden, aber dieses geht nach und nach zu Grunde.

3. Regeneration der Cuticula.

Ueber die Regeneration der Cuticula liegen in der botanischen Literatur, soviel mir bekannt ist, bis jetzt keine Untersuchungen vor. Nur eine einzige diesbezügliche Bemerkung findet sich in Strasburger's „Bau und Wachsthum der Zellhäute", Jena 1882, p. 8. Dort heisst es von *Caulerpa:* „Ist durch äusseren Einfluss die Cuticula von der Zellwand zerstört worden, so kann sie wieder ersetzt werden. Es cuticularisiren dann nämlich die freigelegten Stellen bis zu grösserer oder geringerer Tiefe. In manchen Fällen gelingt übrigens nach erfolgtem Eingriffe die Cuticularisirung nicht, und die Desorganisation der Membran schreitet gegen das Innere fort."

Mit der Frage nach der Regeneration der Cuticula hängt auf's Engste die nach der biologischen Bedeutung der Cuticula zusammen. Darum wurde auch sie in den Bereich meiner Untersuchungen gezogen. Es handelte sich hierbei darum, welchen Einfluss veränderte äussere Lebensbedingungen auf die Ausbildung der Cuticula ausüben. In erster Linie war natürlich die Transpiration zu berücksichtigen, zu der ja die Cuticula in engster Beziehung steht. Durch zahlreiche Beobachtungen in der freien Natur[1]), wie auch durch eingehende Untersuchungen im Laboratorium ist zur Genüge bekannt, dass Pflanzen an trockenen Standorten eine derbere Cuticula entwickeln als ihre Schwestern in einer feuchten Umgebung. Die stärker ausgebildete Cuticula ist neben verschiedenen anderen Einrichtungen — wie Reduction der Blätter, dichte Behaarung, Wachsausscheidung etc. — ein Schutzmittel gegen eine zu weitgehende [redacted]



plasma. Dieses Häutchen wurde übrigens nicht nur bei Wasserpflanzen, sondern auch in den Intercellularräumen einer grossen Anzahl von Landpflanzen gefunden, z. B. bei *Cornus mas, Ligustrum vulgare, Mimosa pudica* etc.

Schenck[1]) unterzog die Beobachtungen der früheren Forscher einer kritischen Untersuchung. Er bestätigt die Auskleidung der Intercellularen, bestreitet aber, wie vor ihm schon Gardiner, die plasmatische Natur derselben. Er hält es aber auch nicht für Cuticula, wie Frank, sondern bezeichnet es in seiner Arbeit sehr oft nur als „cuticulaähnlich“. Schliesslich äussert er die Ansicht, dass die Auskleidung die äusserste chemisch metamorphosirte Lamelle der den Luftgang umschliessenden Parenchymwandung sei. Er stimmt damit der Ansicht Gardiner's zu, welche dahin lautet, dass das in Frage kommende Häutchen die verholzte oder in schleimige Substanz umgewandelte, an den Intercellulargang anstossende äusserste Schicht der Zellwand sei. Im weiteren Verlaufe seiner Untersuchungen macht es Schenck wahrscheinlich, dass die Auskleidung der Intercellularsubstanz ähnlich ist und vermuthlich auch aus der letzteren hervorgehe. „Bei der Bildung der Intercellularräume muss sich die Mittellamelle spalten, ihre Hälften überziehen dann dieselben und wachsen mit den Parenchymzellenwänden in die Fläche, wobei sie eine geringe chemische Metamorphose zu erleiden scheinen.“

Dieser kurze Ueberblick über die vorliegende Literatur mag zeigen, wie unsicher die Natur des die Intercellularräume auskleidenden Häutchens zur Zeit noch ist. Ich versuchte daher auf experimentellem Wege einige Aufschlüsse über sie zu erhalten.

Im Folgenden seien nun meine Versuche mitgetheilt. Zunächst suchte ich die Frage nach der Regeneration der Cuticula zu beantworten. Dabei stösst man sofort auf die Schwierigkeit, wie ein so zartes Häutchen, wie es die Cuticula darstellt, zu entfernen sei.

---

botan. Gesellsch., II, 1884, p. 20. — P. Terletzky, Ueber den Zusammenhang des Protoplasmas benachbarter Zellen und über das Vorkommen von Protoplasma in Zwischenzellräumen. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., II, 1884, p. 169. — Schaarschmidt, Einige Fälle von Communication von Protoplasten und von Vorkommen intracellulären Protoplasmas. Ungar. Ref. Botan. Centralbl. 1884. — E. Russow, Ueber die Auskleidung der Intercellularen. Sitzungsber. d. Dorpater Naturf.-Gesellsch., 1884. — Schaarschmidt, Protoplasm. Nature 1885. — W. Gardiner, The continuity of the protoplasm in plant tissue. Nature 1885.

1) H. Schenck, Ueber die Auskleidung der Intercellurlargänge. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., III, 1885, p. 217.

Einige Aussicht auf Erfolg versprach ich mir von *Agave*- und *Aloë*-Arten, da sie ja durch eine besonders derbe Cuticula ausgezeichnet sind. Ich entfernte diese — soweit dies überhaupt möglich ist — durch leises, vorsichtiges Schaben mit einem sehr scharfen Rasirmesser. Auf diese Weise kann man $^1/_2$ bis $^2/_3$ ihrer Dicke entfernen, was unter dem Mikroskop leicht zu controliren ist. Schabt man zu tief oder mit zu grossem Druck, so sterben die Epidermiszellen ab, und unter ihnen bildet sich eine Korkschicht. Nach einiger Uebung wird es jedoch gelingen, diese Uebelstände zu vermeiden, zumal da es genügt, eine ganz kleine Fläche abzuschaben. Dieselbe wurde gekennzeichnet durch einen darum gezogenen Tuschestrich. Die Versuchspflanzen verblieben im Gewächshause unter ihren normalen Verhältnissen, eine Anzahl derselben wurde jedoch mit einer tubulirten Glasglocke überdeckt, um den Einfluss einer feuchten Atmosphäre auf die Regeneration der Cuticula zu studiren. Die Versuchszeit dauerte 6—8 Wochen. Zum Zwecke der mikroskopischen Untersuchung wurde der Schnitt immer so geführt, dass er zugleich die angrenzenden unversehrten Epidermiszellen traf. Durch Vergleich der so nebeneinander liegenden verletzten und unverletzten Stellen und unter Zuhilfenahme von Chlorzinkjod und Schwefelsäure konnte ich constatiren, dass eine Regeneration der Cuticula stattgefunden hatte. Die regenerirte Cuticula erreichte jedoch nicht ganz die Mächtigkeit der ursprünglichen und zeigte auch nicht die bekannten papillenförmigen Erhebungen derselben. Im feuchten Raume war ebenfalls eine Regeneration erfolgt, doch war sie bedeutend schwächer ausgefallen als unter normalen Verhältnissen. Hieraus geht unmittelbar hervor, dass die herabgedrückte Transpiration die Regenerationsfähigkeit der Cuticula bedeutend herabmindert. Diese Beobachtungen stehen im Einklange mit den Untersuchungsergebnissen Kohl's (48), nach welchem Pflanzen, wie *Tropaeolum majus*, *Lysimachia nummularia*, *Menyanthes trifoliata*, *Hedera Helix*, *Mentha aquatica*, *Thalictrum galioides*, *Lycopus europaeus*, *Lamium album* etc., wenn sie künstlich in feuchter Luft gezogen oder an ihren natürlichen Standorten eine feuchte Umgebung haben, nur eine dünne Cuticula erzeugen, während eine trockene Atmosphäre mit gesteigerter Transpiration eine derbere Ausbildung der Cuticula zur Folge hat. Die Cuticularisirung geschieht, wie bekannt, durch Einlagerung von Cutin in die Zellmembran. Ist nun ein Theil der Cuticula, wie in obigen Versuchen entfernt, so wird ein Neuzuwachs derselben von Innen her erfolgen,

indem sich immer neue Cuticulalamellen an die noch vorhandenen ansetzen und miteinander verschmelzen, bis annähernd die ursprüngliche Dicke erreicht ist. In Folge dieser Regenerationsweise zeigt auch die regenerirte Cuticula keine vollkommen glatte Aussenfläche, sondern trägt noch die Spuren des früher erfolgten Eingriffes an sich.

Es wurden nun Versuche mit *Cladophora glomerata* L. angestellt. Diese Alge, wie auch *Spirogyra*, besitzt eine zarte Cuticula, die aber concentrirter Schwefelsäure nur kurze Zeit widersteht. Es konnte natürlich nicht daran gedacht werden, dieses zarte Häutchen zu entfernen, sondern ich suchte auf einem anderen Wege zum Ziele zu kommen. Die Fragestellung lautete dahin, ob die Scheidewand, die keine Cuticula aufweist, eine solche bildet, wenn sie Aussenwand wird. Zu diesem Zwecke wurden kräftige *Cladophora*-Fäden unter dem Mikroskop bei schwacher Vergrösserung in Stücke von etwa 4—6 Zellen zerschnitten. Der Inhalt der angeschnittenen Zelle floss aus, und die nächstliegende Scheidewand wölbte sich vor. Sie war fortan Aussenwand. Die zerschnittenen Fäden wurden in Leitungswasser vier Wochen lang kultivirt. Es ist ein Vorzug der *Cladophora* für unsere Versuche gegenüber *Spirogyra*, dass die Theilstücke nicht weiter wachsen und so die ursprüngliche Scheidewand leicht wieder erkennen lassen. Bei der mikroskopischen Untersuchung zeigte sich nach Behandlung mit Chlorzinkjod und Schwefelsäure auf der neuen Aussenwand eine zarte Cuticula. Die Ursache ihrer Bildung kann zunächst nur in den veränderten Verhältnissen zu suchen sein. Während ursprünglich die Cellulosenmembran von zwei Protoplasmakörpern begrenzt wurde, wird jetzt ihre Aussenseite von Wasser umspült. Der Contact mit diesem muss daher im vorliegenden Falle als nächste Ursache für die Bildung der Cuticula betrachtet werden. Ihre Aufgabe mag — da unter Wasser von einer Transpiration nicht die Rede sein kann — darin bestehen, der Zelle einen besseren Abschluss der Aussenwelt gegenüber zu verleihen.

Die typischen Wasserpflanzen weisen an ihren Stengeln und insbesondere an ihren Blättern nur eine sehr zarte Cuticula auf. Wir erblicken darin eine Anpassung an die veränderten Lebensbedingungen dieser Gewächse gegenüber den Landpflanzen. Diese Anpassung hat jedoch bei den verschiedenen Arten einen verschieden hohen Grad erreicht. Während einige noch fähig sind, unter Umständen Landformen zu bilden, haben andere diese Fähigkeit voll-

ständig verloren. Das typische Beispiel der ersteren Art ist *Polygonum amphibium* L. Auch *Ranunculus aquatilis* L. zeichnet sich in dieser Hinsicht durch seine Plasticität aus. Sonst sind nur noch wenige Beispiele dieser Art bekannt, während gerade umgekehrt die Versuche, Landpflanzen submers zu kultiviren, weit zahlreicher in der Literatur vorkommen (s. Literaturverzeichniss!). Dass beim Uebergange aus der Wasserform in die Landform tief eingreifende anatomische Veränderungen Platz greifen, ist a priori anzunehmen und durch Schenck[1]) experimentell erwiesen worden. Nicht zum mindesten spielt bei diesen Veränderungen die Cuticula eine Rolle. Sie ist ein wesentlicher Factor, welcher hauptsächlich mitentscheidet über die Möglichkeit, Landformen zu bilden. Ja man darf wohl sagen: Ist eine Wasserpflanze nicht fähig, eine derbere Cuticula auszubilden, so kann sie auch nicht Landpflanze werden. Und in der That findet man Hydrophyten, die durch irgend welchen Zufall auf dem Lande zu vegetiren gezwungen waren, mit einer stärkeren Cuticula ausgerüstet. Die Leipziger Gegend mit ihren zahlreichen Lachen, welche durch die Frühjahrsüberschwemmung der Elster und Pleisse entstehen und gegen den Sommer hin austrocknen, bietet besonders häufig Gelegenheit zu derartigen Beobachtungen. Wenn man das Material zur Untersuchung nicht aus der freien Natur zusammensucht, sondern experimentell verfährt, so darf man des Erfolges sicher sein, wenn man die Arten der submersen Gewächse auswählt, welche schon an ihren natürlichen Standorten zur Bildung von Landformen neigen. Es wären dies unter den häufigsten Arten die schon genannten *Polygonum amphibium* und *Ranunculus aquatilis*. Anders verhält es sich mit den Species, die bisher noch nie als Landformen beobachtet wurden. Mit ihnen stellte ich eine Reihe von Versuchen an, welche darauf hinzielten, sie als Luftpflanzen zu ziehen und sie dadurch zu veranlassen, eine stärkere Cuticula zu erzeugen. Ich verwendete *Ceratophyllum demersum* L. und *Elodea canadensis* Casp. Beide leben vollständig submers, erzeugen nicht einmal Schwimmblätter. Aus dem Wasser an die Luft gezogen, vertrocknen sie sehr bald, denn ihre sehr dünne Cuticula vermag ihnen keinerlei Schutz gegen Verdunstung zu gewähren. Es konnte daher auch nicht daran gedacht werden, sie ohne besonderen Schutz an der Luft zu kultiviren, sondern sie mussten mit einer feuchten Atmosphäre umgeben werden. Dies geschah, wie üblich, durch

1) Vergl. Anatomie der submersen Gew. Bibl. bot. 1886.

Ueberdecken mit Glasglocken. Die zur Untersuchung bestimmten Pflanzen wurden in fingerlange Stecklinge zerschnitten und so in Blumentöpfe gepflanzt, welche mit Schlammboden gefüllt waren. Einige Zeit blieben die Stecklinge frisch, dann aber gingen sie sämmtlich zu Grunde, selbst diejenigen, welche, wie einige Stecklinge von *Elodea,* bereits vor dem Einpflanzen Wurzeln besassen. Ich suchte nun auf einem anderen Wege zum Ziele zu gelangen, indem ich die Versuchspflanzen nicht in Erde, sondern in Wasser kultivirte. Sie wurden jetzt auch nicht in Stücke zerschnitten, sondern in kräftigen Exemplaren in hohe Cylindergläser eingesetzt. Nachdem ihr Wachsthum begonnen, wurde die wachsende Spitze über den Wasserspiegel gezogen und durch Anbinden über demselben erhalten. Die Oeffnung der Glascylinder war mit einer Glasplatte verschlossen, um die Luft feucht zu erhalten. Jetzt hielten sich unsere Pflanzen bedeutend länger frisch, wuchsen, wenn auch nur sehr langsam, ein Stück weiter, aber auf die Dauer vermochten sie sich doch nicht zu halten. Die über Wasser, in der feuchten Luft befindlichen Spitzentheile faulten allmählich ab. Vorher untersuchte Blätter zeigten den unter Wasser befindlichen gegenüber in ihrer Cuticula keinen bemerkbaren Unterschied. In der Unfähigkeit, eine stärkere Cuticula zu erzeugen, mag einer der Gründe liegen, weshalb die in Rede stehenden Wasserpflanzen nicht an der Luft gedeihen können. Dahin mögen auch noch eine Reihe anderer, tiefer liegender Ursachen wirken, wie das Fehlen genügender Leitungsbahnen etc. Unsere Pflanzen sind eben so einseitig an das Wasserleben angepasst, dass sie in ihrer Form eine unabänderliche Starrheit angenommen haben. Sie gleichen insofern typischen Landpflanzen, welche sich ebenso wenig dem Wasserleben, wie jene dem Luftleben anbequemen können. Zwischen diese beiden Extreme reihen sich nun alle die Pflanzen ein, die sich eine gewisse Plasticität bewahrt haben, und die daher unter Umständen einen Wechsel des Mediums ohne Schaden ertragen können.

Ebenso unabänderlich in ihrer Form wie *Ceratophyllum* und *Elodea* fand ich die Wasserblätter von *Nuphar luteum* Sm. und *Nuphar advena* L. Ich versuchte vergeblich sie als Schwimm- und Luftblätter zu ziehen. Sie vertrockneten immer sehr bald. Dagegen glückte es in einigen Fällen, die bereits gebildeten Wasserblätter von *Sagittaria sagittifolia* L. an der Luft zu erhalten. Es war dann die Cuticula bedeutend verdickt. Sehr leicht lässt sich *Hippuris vulgaris* L. als Landpflanze kultiviren. Sie vermag sogar

in ziemlich trockenem Boden auszudauern. Neben vielen anderen Veränderungen (vergl. die Angaben früherer Autoren) zeigten solche Exemplare auch eine stärkere Ausbildung der Cuticula.

Es wurde nun untersucht, welche Veränderungen die Cuticula erleidet, wenn Landpflanzen submers gehalten werden. Den meisten Erfolg versprach ich mir zunächst von den Schwimmblättern der Wasserpflanzen. Im Bassin des botanischen Gartens zu Leipzig standen mir *Nuphar luteum*, *Nuphar advena* (hat auch Luftblätter) und *Potamogeton natans* zur Verfügung. Bereits schwimmende, aber vor Allem noch ganz junge unentwickelte, noch unter Wasser befindliche Blätter wurden mit angehängten Steinen beschwert und so Wochen lang submers gehalten. Gegen diese Zwangslage reagirten die Pflanzen durch ein beschleunigtes, sehr ergiebiges Längenwachsthum der Blattstiele wie auch durch Aufwärtskrümmung derselben. Es war daher nöthig, die angehängten Steine öfters vorwärts zu schieben, eventuell auch durch Stecken von Stäben die Blätter in ihrer Lage zu erhalten. Ein vorzeitiges Gelbwerden derselben zeigte jedoch äusserlich schon an, dass sie nicht vermochten, den neuen Verhältnissen sich anzupassen. Bei der mikroskopischen Untersuchung zeigte denn auch die Cuticula der Ober- wie der Unterseite keinen bemerkbaren Unterschied den Normalblättern gegenüber. Und zwar gilt dies sowohl für die älteren wie auch für die ganz jungen submers gehaltenen Schwimmblätter. Innerhalb einer Vegetationsperiode ist es also ausgeschlossen, die zu Schwimmblättern prädestinirten Assimilationsorgane durch frühzeitige Eingriffe in Wasserblätter umzuwandeln. Damit soll jedoch nicht gesagt sein, dass diese Umwandelung nicht durch Jahre lange Kultur unter Wasser gelänge. Es scheint dies sogar höchst wahrscheinlich, wie man nach einer Notiz Goebel's[1]) annehmen muss. Der genannte Forscher sah an den tiefsten Stellen des Würmsees Exemplare von *Nuphar luteum* wachsen, die nur Wasserblätter besassen. Sie standen in so bedeutender Tiefe, dass Schwimmblätter nie an die Oberfläche gelangen konnten.

Eine Beobachtung über die Schwimmblätter von *Nuphar advena*, welche ich gelegentlich meiner Versuche machte, möchte ich hier noch anfügen. Sie betrifft die Mitwirkung der Adhäsion bei der Bildung der Schwimmblätter. Diese Kraft ist bei der ziemlich umfangreichen Blattfläche nicht unbedeutend. Sobald sich das

1) Pflanzenbiologische Schilderungen, Marburg 1891, II. Theil, p. 303.

Blatt auf dem Wasser ausgebreitet hat, wird es festgehalten, und während nun der Blattstiel noch in die Länge wächst, gleitet die Lamina auf der Wasserfläche hin, da der aufwärts wachsende Blattstiel die Adhäsion nicht zu überwinden vermag. Werden aber Schwimmblätter, bevor noch der Blattstiel sein Längenwachsthum eingestellt hat, mit Gewalt vom Wasser abgehoben, so entwickeln sie sich als Luftblätter weiter. Wurden umgekehrt Blätter, die als Luftblätter bestimmt waren, mit ihrer Unterseite auf das Wasser gedrückt, so wurden sie Schwimmblätter. Hierbei spielt auch noch die frühere oder spätere Entfaltung des Blattes eine Rolle. Die Schwimmblätter entfalten sehr bald ihre Lamina, so dass diese sich auf dem Wasser ausbreiten kann, während die Luftblätter erst zur Entfaltung kommen, nachdem sie der Blattstiel durch energisches Wachsthum bereits über den Wasserspiegel emporgetragen hat.

Bessere Resultate als mit den besprochenen Wasserpflanzen erhielt ich mit *Mentha aquatica* L. und *Polygonum hydropiper* L. Erstere bezeichnet schon Kohl[1]) als eine sehr plastische Pflanze. Er kultivirte sie in feuchter und trockener Luft, in trockenem und nassem Boden und fand sie immer in Zweck entsprechender Weise abgeändert. Nicht zum mindesten war hieran auch die Cuticula betheiligt. Sie hatte an den in feuchter Umgebung erwachsenen Exemplaren nur eine schwache Ausbildung erfahren. Kohl hat in seiner Arbeit zwar nur die Stengel daraufhin untersucht, aber es lässt sich seine Beobachtung gewiss ohne Weiteres auch auf die Blätter übertragen, die ja in noch weit höherem Maasse als die Stengel an der Transpiration betheiligt sind. Ich versuchte nun *Mentha aquatica* völlig unter Wasser zu kultiviren. Junge Pflänzchen versetzte ich in Blumentöpfe und senkte diese im Bassin unter das Wasser. Hier gediehen sie fröhlich weiter, und ich hatte nur nöthig, zuweilen die anhaftenden Algen zu entfernen, damit den Blättern nicht das Licht entzogen wurde.

Polygonum hydropiper fand ich zufällig in einer Lache unter Wasser wachsend. Es waren Keimpflanzen von 15—20 cm Länge. Die Samenkörner stammten jedenfalls von vorjährigen Uferpflanzen ab. Die Pflänzchen standen dicht beieinander und sahen so frisch aus, dass sie vollständig den Eindruck typisch submerser Gewächse machten und der dunklen Wassertiefe einen heiteren Schmuck verliehen.

---

1) l. c., p. 105.

Bei der mikroskopischen Untersuchung fand ich die Anatomie der Blätter wesentlich verändert. Die Zellwände waren sehr dünn geblieben. Das Parenchym hatte sich durch Bildung zahlreicherer Intercellularräume aufgelockert. Das Palissadengewebe zeigte nicht mehr seine charakteristische Form, sondern die Zellen desselben waren breiter und kürzer geworden. Bei *Mentha* war die Haarbildung unterblieben. Das alles sind Veränderungen, die von H. Schenck, Kohl und früheren Forschern des Näheren beschrieben worden sind (s. Literatur!). Die Cuticula, auf die mir es besonders ankam, war so dünn ausgebildet, dass sie bei starker Vergrösserung kaum zu erkennen war, während sie an normal erwachsenen Blättern schon bei schwacher Vergrösserung und ohne Anwendung von Chlorzinkjod wahrgenommen werden konnte.

Die geringe Ausbildung der Cuticula hat ihren Grund offenbar in dem Wachsthum unter Wasser. Hierbei kommen jedoch zwei Factoren in Frage: Ist es lediglich der Contact mit Wasser, welcher die Cuticulabildung unterdrückt, oder ist die gehemmte Transpiration die wirkende Ursache? Um diese beiden Factoren zu trennen, brachte ich die Versuchspflanzen in einen vollständig dampfgesättigten Raum. Damit fällt der eine Factor aus. An seine Stelle tritt der Contact mit Luft, während die Transpiration fast beschränkt ist wie unter Wasser. Als Versuchspflanze wählte ich *Lysimachia Nummularia* L. Sie erwies sich als überaus plastisch, so dass sie vor allen anderen für derartige Versuche verwendbar ist. Ich fand sie in einer Lache vollständig submers wachsend. Im Berliner Aquarium sah ich sie ebenfalls als Wasserpflanze behandelt. Dass eine so vorzügliche Anpassung an fremde Verhältnisse nur mit tiefgreifenden anatomischen Veränderungen verknüpft ist, ist selbstverständlich. Die Cuticula war wiederum nur als ungemein zartes Häutchen zu erblicken. In Folge dessen trockneten an die Luft gezogene Exemplare nach Art der echten Wasserpflanzen sehr bald ein. Ein diesbezüglich angestellter Versuch ergab folgendes Resultat: Bei einer Zimmertemperatur von 20° C. und einer relativen Luftfeuchtigkeit von 60 % war die Wasserform von *Lysimachia* in einer Stunde vollständig vertrocknet, während die zum Vergleich herangezogene Landform in dieser Zeit kaum ein Welkwerden anzeigte.

Um nun die aufgeworfene Frage zu entscheiden, verpflanzte ich eine Anzahl *Lysimachia*-Exemplare in hohe und ziemlich weite Cylindergläser, deren Boden mit der nöthigen Erde bedeckt war.

Ich liess die Pflanzen zunächst einige Zeit unter Wasser wachsen, bis sie mit ihren Spitzen die Oberfläche erreichten. Darauf band ich sie an Stäben fest, und sie wuchsen nun in den über dem Wasserspiegel befindlichen feuchten Raum hinein. Derselbe wurde einfach dadurch hergestellt, dass ich die Oeffnung des Cylinders mit einer Glasplatte verschloss und die innere Wand des Gefässes mit Fliesspapierstreifen belegte, welche einige Centimeter in das Wasser eintauchten. Um die Transpiration möglichst vollständig zu verhindern, wurden die Kulturgefässe so gestellt, dass kein Sonnenstrahl sie treffen konnte. Für derartige Versuche befindet sich an der Nordseite des botanischen Instituts ein kleines Gewächshaus. Man hat hier nur nöthig, die schräg einfallenden Strahlen der Morgen- und Abendsonne durch Schirme abzuhalten. So wuchsen meine Pflanzen sechs Wochen lang in einem absolut dampfgesättigten Raume. Sie blieben ganz gesund und zeigten bei der mikroskopischen Untersuchung eine so feine Cuticula, wie wir sie an den unter Wasser gewachsenen Blättern zu sehen gewohnt sind. Hieraus geht mit Bestimmtheit hervor, dass die geringe Ausbildung der Cuticula einzig und allein die Folge der unterdrückten Transpiration ist. Dem Contact mit Wasser wie auch dem mit Luft (als solchem) ist dagegen eine derartige Einwirkung abzusprechen. Auf Grund der gemachten Erfahrung lässt sich weiter folgern, dass umgekehrt eine gesteigerte Transpiration bei manchen Pflanzen die Veranlassung zur Ausbildung einer derberen Cuticula wird. Dies fand ich vollständig bestätigt bei unserer im feuchten Raume erzogenen *Lysimachia*. Ich gewöhnte sie nach und nach an eine trockenere Luft, bis sie schliesslich in der freien Atmosphäre weiter wachsen konnte. Als Folge der gesteigerten Transpiration war eine wesentliche Verdickung der Cuticula zu beobachten. Dadurch nur war es der Pflanze überhaupt möglich, die neuen Verhältnisse zu überstehen. Was wir hier im Kleinen beobachten, kann uns veranschaulichen, wie die Natur im Grossen verfuhr bei der Herausbildung der an bestimmte Standorte angepassten Pflanzenarten, wodurch jene charakteristischen Florengebiete zu Stande kamen, deren Glieder durch ihre Zweckmässigkeit unsere Bewunderung erregen[1]). Bei dieser natürlichen Zuchtwahl konnten überhaupt nur die Pflanzen in Betracht kommen, die von Hause aus eine gewisse Plasticität besassen, denn die anderen gingen vor-

1) Vergl. Goebel, l. c., p. 217 ff.

zeitig zu Grunde. Indem nun einer der äusseren Factoren in hervorragender Weise auf die plastischen Pflanzen einwirkte, einwickelte sich diese nach einer bestimmten Richtung hin. So mögen wir uns die Entstehung der Wüsten- und Steppenpflanzen vorstellen, die uns heute mit einer mächtigen Cuticula ausgerüstet entgegentreten, und der Hydrophyten, die sich alle durch eine zarte Cuticula auszeichnen.

Zuletzt seien noch einige Versuche besprochen, welche die Reactionsfähigkeit der „inneren Cuticula" auf veränderte äussere Einflüsse klarlegen sollten. Mit „innerer Cuticula" will ich der Kürze wegen jenes schon Eingangs besprochene, stofflich noch wenig bekannte Häutchen bezeichnen, welches die grösseren Intercellularräume vieler Pflanzen auskleidet. Frank[1]) hat es, wie bereits früher erwähnt, als echte Cuticula angesprochen. Er äussert sich hierüber folgendermassen: „Wo die Intercellularräume mit Luft erfüllt sind, haben die den Hohlraum auskleidenden Zellen eine analoge Bedeutung wie die Epidermiszellen. Diese Analogie findet einen weiteren Ausdruck darin, dass die an den Intercellularraum grenzende Membran jener Zellen an der Aussenfläche eine mehr oder weniger deutliche Cuticula bildet." Hierzu ist jedoch zu bemerken, dass die umgebende Luft als solche zur Cuticula in keiner Beziehung steht, sondern nur insofern, als sie die Transpiration hindert oder fördert. Da nun die Luft in den Intercellularräumen annähernd dampfgesättigt sein muss, so kann von einem Einfluss derselben auf die Bildung der Cuticula überhaupt nicht die Rede sein. Behandelt man das Häutchen mit Chlorzinkjod oder mit Schwefelsäure, so muss man ihm ebenfalls die Cuticulanatur absprechen; denn erstens nimmt es nicht die intensiv braune Färbung an, wie man sie bei einem Vergleiche an demselben Querschnitte an der Epidermis beobachtet, zweitens kann es auch nicht der Einwirkung concentrirter Schwefelsäure widerstehen. Es löst sich gleichzeitig mit der Cellulosemembran oder nur einen Augenblick später auf, während die Cuticula der Epidermis erhalten bleibt. Beide Häutchen zeigen also ein verschiedenes Verhalten, und es ist daher unzulässig, sie zu identificiren.

Bei meinen Versuchen ging ich von der Erwägung aus: Da eine gesteigerte Transpiration die Bildung der Cuticula begünstigt, können dann die grosse Intercellularräume begrenzenden Zellen

---

1) l. c., p. 154.

durch eben dieses Mittel nicht veranlasst werden, Cuticula zu erzeugen, beziehentlich eine eventuell vorhandene zu verstärken? Als Versuchspflanzen wählte ich *Zantedeschia aethiopica* Spreng., *Sagittaria sagittifolia* L. und *Nuphar advena*. Bei den ersten beiden konnte ich eine „innere Cuticula“ nicht nachweisen, sondern ich fand bei Behandlung mit Chlorzinkjod die Zellmembranen gleichmässig blau gefärbt, wohl aber ist dieselbe bei letzterer verhältnissmässig leicht zu erkennen, am leichtesten an den Ueberbrückungsstellen der benachbarten Zellen.

Die Blattstiele der genannten Pflanzen wurden in ihrer oberen Hälfte mit einem Schlitze versehen, in welchen, um ihn klaffend zu erhalten, kleine Holzkeile eingetrieben wurden. Hierdurch war eine ergiebige Communication der Innenräume mit der äusseren Luft geschaffen. Bei einigen Versuchspflanzen wurde dieselbe einfach dadurch hergestellt, dass ich den Blattstiel wenig unterhalb der Lamina quer durchschnitt. Den Stummel muss man dann aber anbinden, da er sich sonst — offenbar in Folge des Eingriffes — unter das Wasser biegt. Die Krümmung erfolgt in dem unter der Wasserfläche befindlichen Theile des Blattstieles. Ob sie lediglich durch die Verletzung oder die dadurch bedingte gesteigerte Transspiration der Innenräume veranlasst wird, muss dahin gestellt bleiben.

Nach 4—6 Wochen wurden die Blattstiele der Untersuchung unterzogen. Bei *Zantedeschia* und *Sagittaria* konnte ich eine Veränderung an der Aussenwand der die Intercellularräume umgrenzenden Zellen nicht entdecken, sondern sie färbten sich nach wie vor mit Chlorzinkjod gleichmässig blau. Die Wundflächen waren auch nicht, wie dies bei sehr vielen Pflanzen zu geschehen pflegt, durch Korkgewebe abgeschlossen, sondern den einzigen Schutz gewährten die oberflächlichen, abgestorbenen und eingetrockneten Zellen. Die unmittelbar unter dieser Schicht gelegenen Intercellularräume zeigten jedoch eine merkwürdige Veränderung. Sie waren nach Art der Thyllen von einem parenchymatischen Zellgewebe erfüllt. Dasselbe verdankte seinen Ursprung den die Hohlräume begrenzenden Zellen. Diese waren zu langen Schläuchen ausgewachsen, in welchen eine Quertheilung stattgefunden hatte.

Ganz dieselbe Erscheinung war auch bei *Nuphar advena* zu beobachten. Hier zeigte sich jedoch auch die Aussenwand der die Lufträume umgrenzenden Zellen verändert. Diese Veränderung erstreckte sich jedoch nur soweit als der Schlitz reichte und war hier wiederum in der Nähe der Wundflächen am augenfälligsten.

In manchen Intercellularräumen war das Häutchen auf Strecken hin abgehoben, in anderen war es zu einigen oder zahlreichen Bläschen aufgetrieben. Eine derartige Bemerkung machte schon Schenck an dem Rhizome eines Exemplares von *Limnanthemum Nymphaeoides*, welches am Ufer eines Tümpels sich als Landform entwickelt hatte (s. Fig. 2 auf Taf. XIV, Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. 1885).

In einigen Intercellularräumen war das Häutchen bedeutend verdickt, so dass es die Cellulosemembran an Mächtigkeit 2—3 mal übertraf. In solchen Fällen machte es durchaus nicht den Eindruck einer Cuticula, sondern eher den einer Schleimabsonderung. So sehen wir also das Häutchen in verschiedener Weise auf den äusseren Eingriff hin reagiren. Das Wirkende bei demselben scheint weniger die Verwundung als vielmehr — wenn wir die Beobachtung Schenck's berücksichtigen — die gesteigerte Transpiration zu sein.

Ueber die Natur des Häutchens konnte ich trotz der Veränderung, welche dasselbe erfahren hatte, keinen Aufschluss erlangen. Ich behandelte es nochmals mit Chlorzinkjod und Schwefelsäure. Durch ersteres wurde es weder blau noch braun gefärbt, sondern hellgelb; gegen letztere war es nicht widerstandsfähig. Demnach ist es weder reine Cellulose noch typische Cuticula. Wurden Querschnitte in Alkohol gelegt und dann Wasser zugesezt, so war eine merkliche Quellung nicht zu beobachten. Das Häutchen kann also auch nicht aus Schleim bestehen. Reagenzien auf Pektinstoffe, wie Methylblau - Essigsäure, Chromsäure erwiesen sich ebenfalls als unwirksam. Es lässt sich demnach mit Schenck im Allgemeinen über das Häutchen nur soviel aussagen, dass es die äusserste, chemisch metamorphosirte Lamelle der den Luftgang umschliessenden Parenchymwandung ist. Es besitzt die Fähigkeit, auf äussere Eingriffe zu reagiren und muss daher mit den Zellen noch in lebendigem Verbande stehen.

Zusammenfassung.

Agave americana, Aloë ligulata und *A. sulcata* besitzen die Fähigkeit, die Cuticula, wenn sie abgeschabt wurde, unter normalen Verhältnissen zu regeneriren.

Die Regeneration derselben vollzieht sich auch im feuchten Raume, fällt aber etwas geringer aus.

Wird die Querwand von *Cladophora glomerata* Aussenwand, so entsteht an ihr eine Cuticula.

Verschiedene typische Wasserpflanzen, wie *Ceratophyllum demersum* und *Elodea canadensis*, vermögen nicht, ihre Cuticula zu verstärken. Es gelang daher nicht, sie allmählich zu Landpflanzen heranzuziehen. Aus eben diesem Grunde können Wasserblätter von *Nuphar luteum* und *N. advena* nicht zu Schwimmblättern werden.

Dagegen glückte es, Wasserblätter von *Sagittaria sagittifolia* als Luftblätter und *Hippuris vulgaris* als Landpflanze zu kultiviren. In beiden Fällen hatte sich die Cuticula stark verdickt.

Von Landpflanzen können sich *Mentha aquatica*, *Polygonum hydropiper* und *Lysimachia Nummularia* mit Leichtigkeit einer submersen Lebensweise anpassen. Die Cuticula ist dann nur als ein sehr zartes, kaum nachweisbares Häutchen ausgebildet.

Diese geringe Ausbildung derselben ist einzig und allein die Folge der vollständig gehemmten Transpiration.

Das von Frank als Cuticula bezeichnete Häutchen, welches die Intercellularräume vieler Wasserpflanzen auskleidet, reagirt auf eine gesteigerte Transpiration, indem es sich theilweise von der Zellmembran abhebt oder mehr oder weniger zahlreiche Bläschen bildet oder auch sich bedeutend verdickt.

Etwas Bestimmtes über die chemische Beschaffenheit des Häutchens lässt sich jedoch nicht aussagen. Nur so viel ist gewiss, dass es als echte Cuticula nicht gelten kann.

Gesammtergebniss.

Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchungen sind in der Hauptsache folgende:

Wird das Dickenwachsthum junger Zweige vollständig gehemmt, so findet trotzdem die Bildung des Periderms statt.

Die so entstandenen Korkzellen weichen an Zahl und Form nur wenig von den unter normalen Verhältnissen gebildeten ab.

Die Bildung des Periderms steht also nicht in nothwendigem, ursächlichem Zusammenhange mit dem Dickenwachsthume.

Auch die Regeneration des Periderms an zwei- und mehrjährigen Zweigen wird durch die Hemmung des Dickenwachsthumes nicht aufgehalten.

Wird im Freien von einem Zweige das Periderm abgeschält, so wird dasselbe aus dem Rindenparenchym regenerirt. Im Allgemeinen erreicht die Zahl der regenerirten Korkzellen nicht die

der normal gebildeten. Eine Ausnahme macht jedoch der junge Zweig von *Sambucus nigra*. Hier hat die Entfernung des Periderms eine Beschleunigung in der Korkbildung zur Folge.

Im feuchten Raume geschieht die Wiederbildung des Periderms nach einem anderen Modus. Die blossgelegten Rindenparenchymzellen wachsen zu langen Schläuchen aus und bilden so über der Wundfläche einen Callus, aus welchem dann die Regeneration des Periderms erfolgt.

Eine solche callöse Wucherung entsteht aber nur, wenn beim Abschälen des Periderms das Rindenparenchym verletzt wurde.

Eine Regeneration der Epidermis konnte an den von mir untersuchten Pflanzen nicht beobachtet werden. Im Freien trockneten die zum Theil von der Epidermis entblössten Blätter ein oder bildeten Kork. Eben dieses Wundgewebe entstand im feuchten Raume an allen Blättern, jedoch durch Vermittelung einer callösen Wucherung.

Pflanzen, welche Wachs ausscheiden, haben nicht eo ipso auch die Fähigkeit, dasselbe zu regeneriren.

Eine Regeneration des Wachses wurde nachgewiesen an: *Ricinus communis*, *Rubus biflorus* und *Macleya cordata*. An den letzten beiden Pflanzen kann sie sogar mehrere Male hintereinander folgen.

Sie erfolgt am schnellsten und vollständigsten, wenn die Pflanzen noch im lebhaften Wachsthume stehen und erlischt allmählich gegen das Ende der Vegetationsperiode hin.

Manche Pflanzen können die verloren gegangene Wachsschicht nicht wieder erzeugen. Als solche erwiesen sich: *Sedum spectabile*, *S. Sieboldii*, *Sed. telephium*, *Echeveria metallica*, *E. Scheideckeri* etc.



Typische Wasserpflanzen, wie *Ceratophyllum demersum* und *Elodea canadensis*, vermögen nicht, ihre Cuticula wesentlich zu verstärken. Es gelang daher nicht, sie allmählich zu Landpflanzen heranzuziehen.

Aus eben diesem Grunde können Wasserblätter von *Nuphar luteum* und *N. advena* nicht zu Schwimmblättern werden.

Von Landpflanzen können sich *Mentha aquatica*, *Polygonum hydropiper* und *Lysimachia Nummularia* mit Leichtigkeit einer submersen Lebensweise anpassen. Die Cuticula ist dann nur als ein sehr zartes, kaum nachweisbares Häutchen ausgebildet.

Diese geringe Ausbildung derselben ist einzig und allein die Folge der vollständig gehemmten Transpiration.

Das von Frank als Cuticula bezeichnete Häutchen, welches die Intercellularräume vieler Wasser- und Landpflanzen auskleidet, reagirt auf eine gesteigerte Transpiration, indem es sich theilweise von der Zellmembran abhebt oder mehr oder weniger zahlreiche Bläschen bildet oder auch sich bedeutend verdickt.

Etwas Bestimmtes über die chemische Beschaffenheit des Häutchens lässt sich jedoch nicht aussagen. Nur soviel ist gewiss, dass es als echte Cuticula nicht gelten kann.

Leipzig. Botanisches Institut.

Literatur-Verzeichniss.

I. Ueber Peridermbildung.

1. Mohl, Untersuchungen über die Entwickelung des Korkes und der Borke auf der Rinde der baumartigen Dikotylen. Vermischte Schriften 1845, p. 212.
2. Hanstein, Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung der Baumrinde. Berlin 1853.
3. Sanio, Vergleichende Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung des Korkes. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, 1858—63, II. Bd., p. 39.
4. Müller, Die Rinde unserer Laubhölzer. Inaug.-Dissert., Breslau 1875.
5. Vesque, Mémoire sur l'anatomie comparée de l'écorce. Ann. d. sc. nat., VI. sér., 1875, t. II, p. 82—198.
6. Höhnel, Ueber den Kork und verkorkte Gewebe überhaupt. Sitzungsber. der Wiener Akademie, 1877, Nov.
7. Bachmann, Korkwucherungen auf Blättern. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, 1879—81, XII. Bd., p. 191—236.

8. Möller, Anatomie der Baumrinden. Berlin 1882.

9. Gerber, Die jährliche Korkproduction im Oberflächenperiderm einiger Bäume. Halle 1884.

10. Kügler, Ueber den Kork von *Quercus suber*. Archiv d. Pharmacie, 3. Reihe, 22. Bd., 6. Heft, 1884, p. 217—230.

11. A. Weiss, Ueber Korkbildung. Sitzg. d. bot. Ver. München v. 11. März 1885. Mitgeth. Botan. Centralbl. 1886, p. 367.

12. Ross, Beiträge zur Entwickelung des Korkes an den Stengeln blattarmer oder blattloser Pflanzen. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., 1886, Bd. IV, p. 362—369.

13. Gregory, Development of cork-wings on certain trees. The Bot. Gaz., XIII, 1888, p. 249.

14. H. Duliot, Note sur la formation du périderme.

15. — —, Sur le périderme des Légumineuses. J. de Bot., 1883, p. 71—76.

16. Ross, Contribuzioni alla conoscenza del periderma. Malp. III, 1889, p. 513 bis 539 und Malp. IV, 1890, p. 83—123. Ref. Just's Jahresber. 1889, p. 654; u. 1890, p. 619.

17. Duliot, Recherches sur le périderme. Ann. d. sc. nat., 7. sér., t. X, 1889, p. 325—395.

18. Kny, Ueber die Bildung des Wundperiderms an Knollen in ihrer Abhängigkeit von äusseren Einflüssen. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., 1889, p. 154.

19. Wiesner, Ueber das Saftperiderm. Oesterr. botan. Zeitung 1890, Bd. XL, No. 3, p. 107—111.

20. J. E. Weiss, Beiträge zur Kenntniss der Korkbildung. Denkschriften der Königl. Bayr. Botan. Gesellsch. zu Regensburg, VI. Bd., 1890.

21. Gilson, La subérine et les cellules du liège. La Cellule, recueil de cytologie et d'histologie générale, VI, 1890, p. 63—114.

22. Wisselingh, Sur la lamelle subéreuse et la subérine. Arch. Néerland. 1893, t. XXVI, p. 305—323. Ref. Botan. Zeitung 1893, II. Abth., p. 247—250.

23. Flückiger, Ueber das Suberin und die Zellen des Korkes. Arch. d. Pharmacie, 1892, Bd. CCXXVIII, p. 690—700.

24. Wisselingh, Over cuticularisatie en cutin. Ref. Botan. Centralbl. 1895, 62. Bd., p. 234.

25. Frank, Die Krankheiten der Pflanzen, 2. Aufl., 1895. II. Abschnitt: Von den Wunden, p. 24 ff.

26. Sorauer, Handbuch der Pflanzenkrankheiten, 2. Aufl., 1890.

II. Ueber Cuticulabildung.

27. Mohl, Verm. Schriften, 1845, p. 260. Ueber die Cuticula der Gewächse.

28. Irmisch, Ueber *Polygonum amphibium*, *Lysimachia vulgaris* etc. Botan. Zeitung, 1861, p. 105 ff.

29. Hildebrand, Ueber die Schwimmblätter von *Marsilia* und einigen anderen amphibischen Pflanzen. Botan. Zeitung 1870, p. 1.

30. **Askenasy**, Ueber den Einfluss des Wachsthummediums auf die Gestalt der Pflanzen. Botan. Zeitung 1870, p. 193.

31. **Rosanoff**, Ueber den Bau der Schwimmorgane von *Desmanthus natans*. Botan. Zeitung 1871, p. 829.

32. **Ernst**, Ueber die Anschwellung des unter Wasser befindlichen Stammtheiles von *Aeschynomene hispidula*. Botan. Zeitung 1872, p. 556.

33. **Lewakoffski**, Ueber den Einfluss des Wassers auf das Wachsthum der Stengel und Wurzeln einiger Pflanzen.

34. —, Zur Frage über den Einfluss des Mediums auf die Form der Pflanzen. Diese beiden Arbeiten ref. in Just's Jahresber. 1873, p. 594.

35. **Tschirch**, Ueber einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort. Halle 1881.

36. **Mer**, Recherches sur les causes de la structure des feuilles. Bull. de la soc. bot. de France, t. XXX, 1881, p. 89.

37. **Vesque et Viet**, De l'influence du milieu sur la structure anatomique des végétaux. Ann. des sc. nat., 6. sér., t. XII, 1881, p. 167.

38. **Areschoug**, Palissadenparenchym als Anpassung für Trockenheit des Standortes. Engler's botan. Jahrb., II, 1882.

39. **Johow**, Ueber die Beziehungen einiger Eigenschaften der Laubblätter zu den Standortsverhältnissen. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XV, 1884, p. 282.

40. **Volkens**, Zur Kenntniss der Beziehungen zwischen Standort und anatomischem Bau der Vegetationsorgane. Jahrb. d. botan. Gartens und d. botan. Museums Berlin, 1884, Bd. III, p. 1.

41. **Costantin**, Recherches sur la structure de la tige des plantes aquatiques. Ann. des sc. nat., 6. sér., XIX, 1884, p. 287.

42. H. **Schenck**, Ueber Structuränderung submers vegetirender Landpflanzen. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., Bd. II, 1884, p. 481.

43. — —, Biologie der Wassergewächse. Bonn 1885.

44. **Costantin**, Recherches sur l'influence qu'excerce le milieu sur la structure des racines. Ann. des sc. nat., 7. sér., t. I, 1885, p. 135.

45. H. **Schenck**, Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. Bibliotheca Botanica, 1886.

46. **Costantin**, Observations critiques sur l'épiderme des feuilles des végétaux aquatiques. Bull. soc. bot. de France, XXXII, 1885.

47. —, Études sur les feuilles des plantes aquatiques. Ann. des sc. nat., 7. sér., t. III, 1886, p. 94.

48. **Kohl**, Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Ausbildung pflanzlicher Gewebe. Braunschweig 1886.

49. **Noack**, Der Einfluss des Klimas auf die Cuticularisation und Verholzung der Nadeln einiger Coniferen. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XVIII, 1887, p. 519.

50. **Vaizey**, On the absorption of water and its relation to the constitution of the cell-walls in Moses. Ann. of Bot., 1887.

51. Volkens, Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste. Berlin 1887.

52. Ambronn, Ueber das optische Verhalten der Cuticula und der verkorkten Membran. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., Bd. VI, 1888, p. 226.

53. Eberdt, Ueber das Palissadenparenchym. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., 1888, p. 371.

54. Burgerstein, Materialien zu einer Monographie, betreffend die Erscheinungen der Transpiration der Pflanzen. Verhandl. d. k. k. zoolog.-botan. Gesellsch. in Wien, II, 1889, p. 457.

55. Stahl, Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Botan. Zeitung 1894, p. 127.



Cytologische Studien aus dem Bonner botanischen Institut.

Begründung der Aufgabe.

Von

Eduard Strasburger.

Die grosse Zahl der über Kerntheilung und Befruchtung erscheinenden Arbeiten beweist, dass die Aufgaben auf diesem Gebiete durchaus noch nicht erschöpft sind. Auch harren dort zahlreiche Gegensätze noch fortdauernd des Ausgleichs. Sie beschränken sich nicht allein auf neu gemachte Angaben und neu aufgestellte Behauptungen, erstrecken sich vielmehr noch immer auf grundlegende Erscheinungen, deren Feststellung auf Decennien zurückgreift und mit der Wiederaufnahme der cytologischen Untersuchungen zusammenfällt. Das Alles beweist deutlich, welche Schwierigkeiten der Fortschritt auf diesem Gebiete zu überwinden hat. Thatsächlich wird auch an den günstigsten der bisher untersuchten Objecte und auch bei Anwendung der besten technischen Hilfsmittel die Grenze der sicheren Unterscheidung alsbald erreicht. Ueber diese Grenze hinaus drängt aber der Wunsch nach Erkenntniss, er führt so in's Ungewisse und Hypothetische, nur zu oft auf Abwege, hin und wieder aber auch zu einem tieferen Einblick in das Wesen der Erscheinung und zu neuen fruchtbaren Aufgaben. Durch die Erforschung neuer Objecte, durch die Erschliessung neuer Hilfsmittel, durch die Vervollkommnung der Untersuchungsmethoden wird das scheinbar ganz sicher Begründete nur zu oft wieder in Frage

gestellt, und neue Thatsachen erschüttern die auf früheren Erfahrungen begründeten Schlüsse. Neuerdings hat die Centrosomenfrage in die Probleme der Kern- und Zelltheilung bedeutungsvoll eingegriffen; bestimmte Angaben über die Beförderungsart der Chromosomen nach den Spindelpolen haben neue Einblicke in den Mechanismus der Kerntheilung eröffnet; die periodischen Reductionen der Chromosomenzahl im Entwickelungsgang der Organismen schufen endlich die Anregung zu interessanten Controversen.

Mit der Beförderung der Tochterchromosomen durch sich contrahirende Spindelfasern nach den Spindelpolen habe ich mich in einer früheren Arbeit beschäftigt[1]), und seitdem angestellte Untersuchungen bestärkten mich nur in der Auffassung, zu der ich mich dort bekannte. Unentschieden stand ich meinen pflanzlichen Objecten noch in der Centrosomenfrage gegenüber, auch schien es mir geboten, die Berechtigung der Deutung, welche ich dem periodischen Reductionsvorgange der Chromosomenzahl im Entwickelungsgang der Organismen gegeben hatte, noch an anderen Objecten zu prüfen.

Das bestimmte die Aufgaben, welche in Angriff zu nehmen waren. Ich trat an deren Lösung diesmal nicht allein heran, benutzte vielmehr den Umstand, dass eine Anzahl tüchtiger, jüngerer Gelehrten sich im Bonner botanischen Institut eingefunden hatte, um die Arbeit zu theilen. Die beiden verflossenen Semester waren derselben gewidmet. Da jedem einzelnen Beobachter die Erfahrungen aller Anderen zu gute kamen, so musste das die Lösung der Aufgabe fördern. Vor Allem suchten wir durch gemeinsames Bemühen die Methoden der Fixirung und der Tinction der von uns untersuchten Objecte noch zu verbessern und haben in dieser Richtung schliesslich Resultate erzielt, welche die früheren wesentlich übertrafen. Nicht so, dass wir nach einem neuen, noch unbekannten Fixirungs- und Tinctionsverfahren gesucht hätten, wohl aber, indem wir das im hiesigen Institut bereits geübte, durch fortdauernde Versuche zu grösstmöglicher Vollkommenheit auszubilden trachteten[2]). Unser Fixirungsmittel war vornehmlich die Flemming'sche Lösung; die Färbung nahmen wir meist nach dem Flemming'schen Orange-

1) Karyokinetische Probleme. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXVIII, 1895, p. 151.

2) Vergl. hierzu: Botanisches Practicum, III. Aufl., 1897, p. 60.

Verfahren oder nach der Heidenhain'schen „substractiven" Eisenhämatoxylin-Methode[1]) vor.

So wurden von Herrn David M. Mottier und Herrn Oskar Juel die Theilungsvorgänge in den Pollenmutterzellen, von Herrn Winthrop J. V. Osterhout die Theilungsvorgänge in den Sporenmutterzellen, von Herrn Bronisław Dębski die Theilungen in *Chara*-Zellen, von Herrn Robert A. Harper die Theilungs- und Zellbildungsvorgänge in den Asci der Ascomyceten, von Herrn Walter Swingle die Theilungsvorgänge in den Zellen der Sphacelarieen, von Herrn David G. Fairchild die Befruchtungsvorgänge und die damit verbundene Kerntheilung bei *Basidiobolus*, endlich von mir selbst die Theilungsvorgänge in den Geschlechtsorganen und in den Keimpflanzen von *Fucus*, sowie die Befruchtungsvorgänge bei dieser Pflanze untersucht.

Bei der regen Thätigkeit, die sich auf dem phytocytologischen Gebiete jetzt entwickelt hat, ist nicht zu verwundern, dass, während wir mit unseren Aufgaben beschäftigt waren, auch von anderer Seite an denselben, zum Theil mit Benutzung übereinstimmender Objecte, gearbeitet wurde. Im Besonderen wäre hervorzuheben, dass Herr Fairchild seine Arbeit über *Basidiobolus* schon im März 1896, vor seiner Abreise nach Java, abgeschlossen hatte, und die seitdem erschienene Arbeit von Raciborski[2]) „Ueber den Einfluss äusserer Bedingungen auf die Wachsthumsweise des *Basidiobolus ranarum*" somit nur anhangsweise berücksichtigen konnte. Im Septemberheft der diesjährigen „Annals of Botany" haben J. Bretland Farmer und J. Ll. Williams eine Notiz über die Befruchtung von *Fucus* veröffentlicht[3]), die ich mich freue noch vor Abschluss meines Manuscripts erhalten zu haben.

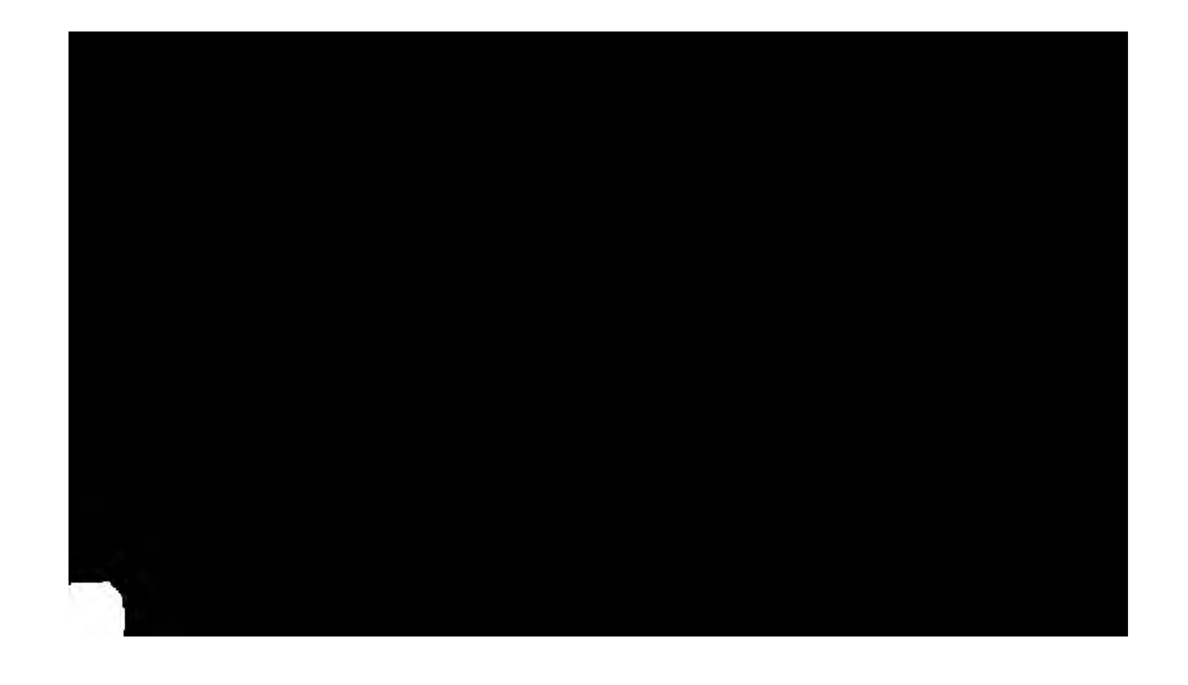
Alle die Mitarbeiter an diesen cytologischen Studien haben eine Zeit lang in gegenseitigem Gedankenaustausch gestanden, doch bleibt jeder derselben für die Richtigkeit der von ihm gemachten Angaben und geäusserten Ansichten allein verantwortlich. Da die in Betracht kommenden Untersuchungen nicht alle schon in Bonn abgeschlossen werden konnten, die Manuscripte zum Theil an weit

1) Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern- und Zellenprotoplasma. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 43, 1894, p. 435, 438.

2) Flora 1896, p. 107.

3) On fertilisation and the segmentation of the spore in *Fucus*. Bd. X, 1896, p. 479.

entfernten Orten niedergeschrieben wurden, so mussten hin und wieder auch solche Gegensätze der Anschauung in denselben zum Ausdruck kommen, die vielleicht bei fortgesetztem Gedankenaustausch sich hätten ausgleichen lassen. Am Schluss dieser Veröffentlichung fasse ich dann die Ergebnisse aller Untersuchungen zusammen und verwerthe sie zu denjenigen Schlussfolgerungen, wie sie sich mir aus den vielen neu gewonnenen Thatsachen für die allgemeinen Probleme der Kerntheilung, Zelltheilung und Befruchtung zu ergeben scheinen.



Ueber Entstehung der karyokinetischen Spindel bei Equisetum.

Von

W. J. V. Osterhout.

Mit Tafel I und II.

Die vorliegende Untersuchung wurde im letzten Frühjahr im botanischen Institute zu Bonn ausgeführt. Es galt die Kerntheilung bei Sporenmutterzellen von *Equisetum limosum*, besonders in Bezug auf die Centrosomenfrage eingehend zu studiren.

De Wildeman (1891) und Campbell (1895) haben Centrosomen sowohl in ruhenden, als auch in sich theilenden Sporenmutterzellen von *Equisetum*-Arten beschrieben und abgebildet.

Unter den Fixirungsflüssigkeiten, welche für die Untersuchung benutzt wurden, nämlich Pikrin-Essig, Sublimat-Essig nach Wilson, Mann's Gemisch, 1proc. Chromsäure, absoluter Alkohol und Flemming's Gemisch, hat letzteres den besten Dienst geleistet, so dass die der Untersuchung zu Grunde liegenden Präparate meistentheils aus einem Material hergestellt wurden, welches mit diesem Gemisch fixirt worden war. Die 5 μ dicken Mikrotomschnitte wurden nach dem Flemming'schen Verfahren mit Safranin, Gentiana-Violett und Orange G. tingirt und in Canada-Balsam eingeschlossen.

Die an der Basis der Aehre von *Equisetum limosum* befindlichen Sporangien reifen am frühesten, von hier schreitet die Reifung nach dem Gipfel der Aehre fort. Man findet somit in Längsschnitten durch die Aehre viele Entwickelungszustände der Kerne; bei Querschnitten findet man annähernd Stadien von gleichem Alter. Da nun die Kerne verschiedener Altersstufen verschieden gefärbt werden müssen, so sind hinsichtlich der Tingirung Querschnitte vorzuziehen.

Die folgende Untersuchung bezieht sich ausschliesslich auf die Entstehung der Spindel bei der ersten Theilung der Sporenmutter-

zellen. Die Chromosomen sind zahlreich und sehr kurz und schienen mir für das Studium des Chromatins sehr ungünstig. Dem Chromatin ist in Folge dessen eine besondere Aufmerksamkeit nicht gewidmet worden, und die Abbildungen machen keinen Anspruch darauf, die Form der Chromosomen genau wiederzugeben. In einem Stadium fiel mir aber die Gestalt der Chromosomen ganz besonders auf. Bald nachdem der Knäuel sich in Stücke zerlegt hat, besitzen sie nämlich eine Gestalt, welche sehr an die Vierergruppen erinnert, die bei thierischen Objecten beschrieben worden sind. Fig. 1, Taf. I führt dieses Stadium vor. Ich habe weder die Entstehung noch die nachfolgenden Stadien dieser Vierergruppen genau verfolgt; ich habe aber sehr ähnlich gestaltete Chromosomen in der Aequatorialplatte häufig gesehen; die Zwischenstadien aber zeigen diese Gestalt nicht so deutlich.

Zur Zeit, wo der Knäuel anfängt sich in Stücke zu zerlegen, sieht man ausserhalb des Kernes nur Cytoplasma, welches ziemlich grosse Maschen zeigt und sich orange, gelb oder gelblichbraun tingirt (Fig. 1, Taf. I). Bald nachdem der Knäuel in Chromosomen zerfallen ist, fängt eine dicht an der Kernwandung liegende Schicht des Cytoplasmas an, sich mit violettem Tone zu tingiren; diese Schicht wird allmählich breiter und tingirt sich immer tiefer violett. Das gelbe Cytoplasma bildet um sie herum eine peripherische Schicht, welche fortwährend in dem Maasse abnimmt, als die violette Schicht an Breite zunimmt. Letztere zeigt zuerst Maschen, welche in einer der Kernoberfläche parallelen Richtung etwas gestreckt sind. An Stelle dieser Maschen erscheinen bald unregelmässig geordnete, sehr feine Fäden, welche sehr kleine Körnchen einschliessen. Bald sieht man innerhalb der violetten Schicht nur solche Fäden; von den eigentlichen Maschen ist nichts mehr zu sehen. Die Fäden zeigen eine Tendenz, der Kernoberfläche parallel zu laufen und bilden dicht an der Kernwand einen sehr feinen, dichten Filz, welcher nach aussen zu lockerer wird (Fig. 2, Taf. I). Die Fäden werden dicker und tingiren sich tiefer violett, und die in ihnen eingeschlossenen Körnchen nehmen an Grösse zu. Die Fäden ordnen sich senkrecht zur Kernwand an und strahlen von dieser auseinander. Fig. 3, Taf. I stellt ein Stadium dar, in dem die Fäden noch nicht alle radial geordnet sind, sondern theilweise schief laufen. Unter ihnen befinden sich einige von gröberer Beschaffenheit, die bis zu der Hautschicht reichen. Durch die sich verlängernden Fäden wird das gelbe Cytoplasma scheinbar nach der Peripherie gedrängt. Ob

dies wirklich der Fall ist, oder ob die Fäden dies Cytoplasma aufbrauchen, um Wachsthumsmaterial daraus zu schöpfen, mag dahingestellt bleiben.

Endlich wird die Anordnung der Fäden in radialer Richtung noch regelmässiger. Die den Kern umgebende Strahlung ist häufig an einigen Stellen unterbrochen, besonders wo die Kernwand nahe der Peripherie liegt. Danach fangen die benachbarten, radial geordneten Fäden an, Gruppen zu bilden, indem die benachbarten der Peripherie zugekehrten Enden sich an einigen scheinbar ganz unbestimmten Stellen einander nähern und miteinander verschmelzen. Man findet sehr leicht in den Präparaten allerlei Stadien, welche die Bildung solcher Gruppen zeigen. So sieht man z. B. in Fig. 4 und 5, Taf. I einige Fäden, welche ihre radiale Anordnung noch besitzen, andere haben begonnen zusammenzurücken, die Enden von noch anderen sind schon miteinander verschmolzen, um ein zusammenhängendes Büschel zu bilden. Endlich sind alle Fäden in solchen Gruppen angeordnet (Fig. 6, Taf. I); dieselben bestehen aus dicken Fasern, welche aus der Verschmelzung von feineren hervorgegangen sind. Die Fasern tingiren sich tief violett und schliessen tief violette Körnchen ein. An der Vereinigungsstelle der Fäden sieht man für gewöhnlich weder eine Verdickung noch besondere Körperchen, doch sind solche in einigen Fällen auch vorhanden. Da nun aber solche Körperchen überall im Cytoplasma zerstreut sind, so kommt ihrer Lage auch an den Stellen, wo die Fäden zusammentreffen, keine besondere Bedeutung zu. Zwischen den Fäden befindet sich ein Stoff, welcher sich kaum oder nur sehr schwach tingirt, und zwar gelblich oder graugelblich, und welcher aus homogener Substanz zu bestehen scheint, in welcher winzig kleine Körnchen zerstreut sind.

Sobald die Pole fertig ausgebildet sind, tritt eine Veränderung der Kernwand ein, indem sie an gewissen, direct unter den Polen liegenden Stellen eine körnige Beschaffenheit annimmt. Schliesslich verschwindet sie an diesen Stellen vollständig und die Fäden gelangen in die Kernhöhle. Fig. 7, Taf. I zeigt einen Kern, dessen Wandung an einer Stelle verschwunden, an der gegenüberliegenden Stelle aber noch vorhanden ist, aber schon körnige Beschaffenheit zeigt. Die übrige Wand ist kaum verändert. Endlich verschwindet die ganze Wand vollständig.

Schon zur Zeit, in der die Chromosomen sich von einander sonderten, sah man Fäden innerhalb des Kernes, welche sehr zart

waren und sich kaum tingiren liessen. Sie wurden allmählich dicker, tingirten sich erst schwach, später tiefer violett und zeigten gröbere eingeschlossene Körnchen (Fig. 6, Taf. I). Wenn die Kernwandung zu verschwinden beginnt, sind sie bereits stark entwickelt und stehen mit den Chromosomen in directer Verbindung (Fig. 7). Das Kernkörperchen ist zu dieser Zeit kleiner geworden und tingirt sich meistens schwach violett statt roth. Nachdem die Kernwandung vollständig verschwunden ist, ist nichts mehr von dem Kernkörperchen zu sehen. Darauf gelangen die Fäden in die Kernhöhle, wo sie sich scheinbar an jene Fäden befestigen, die sich dort befinden und die mit den Chromosomen in Verbindung stehen (Fig. 7, Taf. I). Ob sie sich wirklich verlängern und dadurch in den Kernraum eindringen, oder aber ob sie durch das umgebende Cytoplasma hineingedrängt werden, oder ob vielleicht beide Vorgänge zusammen wirken, mag dahingestellt bleiben. Nicht alle Fäden setzen an die Chromosomen an, viele zeigen freie Enden (Fig. 8 und 9, Taf. I). Die Chromosomen werden entweder alle nach der Mitte geschoben, wo sie eine dichte Gruppe bilden, oder sie bleiben, was häufiger ist, in ihrer ursprünglichen Lage oder endlich sie werden noch mehr auseinander getrieben.

Die Anzahl der fertig ausgebildeten Pole beträgt sehr häufig mehr als 12, sie kann sogar mehr als 20 sein. Die Büschel bestehen aus einer Anzahl feiner Fäden, welche Körner einschliessen. Die Zahl dieser Fäden ist grösser als in dem Stadium, welches in Fig. 5 und 6, Taf. I wiedergegeben ist, auch sind die Fäden feiner. Es scheint als ob die dicken, groben Fäden, welche zur Zeit, in der die Kernwand verschwindet, vorhanden sind, sich nachher in feinere zerlegten. Die Pole sind zum Theil breit, zum Theil in die Länge gestreckt und zu einer feinen Spitze ausgezogen. Manche Pole zeigen eine Verdickung dort, wo die Fäden zusammentreffen, andere jedoch nicht; in einigen Fällen sind diese Verdickungen etwas stärker, gleichsam als ob sie von einem Körnchen gebildet seien. Diese Erscheinung ist aber sehr inconstant und ausserdem liegen ganz ähnliche kleine Körnchen überall im Cytoplasma zerstreut. Eine Strahlung um diese Pole, oder selbst die Andeutung einer solchen, wurde niemals beobachtet.

Durch Zusammenrücken und gegenseitige Verschmelzung bilden endlich diese Fadengruppen die zweipolige Spindel. Dieser Vorgang geschieht in sehr unregelmässiger Weise. Er beginnt mit dem Zusammenrücken benachbarter Gruppen an verschiedenen scheinbar

ganz unbestimmten Stellen. Die an solchen Stellen sich einander nähernden Gruppen verschmelzen mehr oder weniger vollständig miteinander. Eine mechanische Erklärung für das Zusammenrücken der Gruppen vermag ich nicht mit Sicherheit zu geben. Man könnte vielleicht annehmen, dass sich die peripherischen Fäden jeder Gruppe auf der einen Seite verkürzen, auf der anderen sich activ verlängern oder sich passiv strecken lassen; oder man könnte sich auch vorstellen, dass alle Fäden wachsen, aber auf der einen Seite schneller als auf der anderen. Obwohl das Zusammenrücken in sehr unregelmässiger Weise vor sich geht, kommt es schliesslich in allen Fällen zu einer besonders kräftigen Ansammlung der Fadenbüschel an zwei gegenüberliegenden Seiten. Fig. 10, Taf. I führt dieses Stadium vor. Hier haben sich die Fadenbüschel theilweise oben, theilweise unten angesammelt. Es können bloss zwei, mit mehreren Polen versehene Hälften an der Spindel vorhanden sein, oder es werden neben den zwei Hauptabtheilungen einige Nebengruppen ausgebildet. Fig. 11, Taf. I zeigt eine solche Nebengruppe, welche sich links von den zwei Hauptabtheilungen befindet. Schliesslich verschmelzen die Neben- und Hauptgruppen, und die Spindel erreicht das Stadium, welches in Fig. 12, Taf. I abgebildet ist. Schon in Fig. 11, Taf. I bemerkt man, wie dick die Spindelfasern durch Verschmelzung zahlreicher feiner Fäden geworden sind; in Fig. 12, Taf. I erscheinen sie aber noch dicker und nehmen weiter an Dicke zu. Die Figuren 13, 14, 15 und 16 Taf. II zeigen, wie die Chromosomen sich zur Aequatorialplatte anordnen und wie die in Mehrzahl an beiden Enden der Spindel befindlichen Pole näher zusammenrücken und schliesslich verschmelzen, um die zweipolige Spindel zu bilden.

Die fertig ausgebildete Spindel endigt mit ziemlich scharfen Spitzen. Bei der zweiten Theilung bleiben die Spindeln ungefähr im Stadium von Fig. 14, Taf. II, d. h. mehrpolig, bis die Tochterchromosomen die Hälfte des Weges nach den Polen zurückgelegt haben; dann erst verschmelzen die Pole, um eine sehr langspitzige zweipolige Spindel zu bilden.

In Fig. 15, Taf. II sieht man peripherische Spindelfasern, deren freie Enden sich nach aussen biegen; solche Fasern sind in jüngeren Stadien häufig; dann werden sie inconstant; so fehlen sie in der durch Fig. 16, Taf. II wiedergegebenen Spindel. Wenn die Tochterchromosomen die Hälfte des Weges nach den Polen zurückgelegt haben, sind solche ausgebogenen Spindelfasern stets

in grösserer Anzahl vorhanden (Fig. 17, Taf. II). Haben die Chromosomen die Pole beinahe erreicht, so strahlen die Fäden nach den Seiten aus (Fig. 18, Taf. II). Jenseits der Pole fehlen jedoch solche Strahlungen, dort sind vielmehr unregelmässig angeordnete, sich gelblich tingirende Fäden vorhanden. Es macht den Eindruck, als ob die ausstrahlenden Fäden von den Spindelpolen in das umgebende Cytoplasma hineingewachsen seien. Sie schieben das gelbe Cytoplasma zu einem Ringe zusammen, welcher dicht an der Zellwand in der Ebene der Aequatorialplatte zu liegen kommt (Fig. 18, Taf. II). Diejenigen Fäden, welche nicht an die Cytoplasmamasse stossen, resp. in dieselbe eindringen, kann man in den meisten, wenn nicht in allen Fällen bis an die Zellwand verfolgen.

Den zwischen den Fäden befindlichen Stoff, welcher bei der ersten Entstehung der Fadengruppen erkennbar ist, sieht man in Fig. 16, Taf. II zwischen den Spindelfasern; an beiden Seiten der Aequatorialplatte bleibt ein heller Streif von diesem Stoffe frei. Dieser Streif ist im Stadium der Fig. 17, Taf. II sehr breit, wird aber später wieder schmal (Fig. 18, Taf. II). Die violette Färbung des erwähnten Stoffes nimmt nach Anlage der Fadengruppen dauernd zu, erst nachdem die Strahlung um die Pole sich ausgebildet hat (Fig. 18, Taf. II), nimmt die Intensität der Färbung wieder ab. Nach diesem Stadium werden die Verbindungsfäden in dem Cytoplasma unkenntlich, gerade wie es von Strasburger (1895) für *Larix* beschrieben ist, und der oben beschriebene Stoff lässt sich nicht mehr unterscheiden.

Ich möchte hier erwähnen, dass vom Stadium der Fig. 11, Taf. I an, das gelbe Cytoplasma etwas von der Zellwand zurücktritt, und man zwischen ihm und der Zellwand tief violette Fäden erkennt, welche grobe Körner enthalten (Fig. 11 und 12, Taf. I; Fig. 13—16, Taf. II). Nachdem die Fäden von den Polen hinauszuwachsen beginnen, wird das gelbe Cytoplasma wieder gegen die Zellwand geschoben (Fig. 17 und 18, Taf. II).

Die Fäden, welche Antheil an der Spindelbildung nehmen, bestehen aus Kinoplasma im Sinne Strasburger's; sie zeigen eine ganz andere Structur und verhalten sich Farbstoffen gegenüber in ganz anderer Weise wie das umgebende Trophoplasma. Ob nun das Kinoplasma eine specifische Substanz sei, welche ständig, auch im Ruhezustande der Zelle fortbesteht, lasse ich dahingestellt. Ist dies der Fall, so müsste angenommen werden, so wie dies von

Boveri (1895) für gewisse Zustände des „Archoplasma" geschieht, dass das Kinoplasma, alsdann in der Zelle vertheilt, mit unseren jetzigen Hilfsmitteln nicht nachweisbar ist, vor Beginn der Zelltheilung aber sich sammelt und radiale Fäden bildet. In ruhenden Zellen habe ich, trotz der sorgfältigsten Untersuchung, kein differenzirtes, geformtes Substrat nachweisen können, welches als Kinoplasma hätte betrachtet werden können. Das Kinoplasma scheint vollständig in dem Cytoplasma vertheilt zu sein und lässt sich nicht mehr unterscheiden.

Dass das Kinoplasma in irgend einem Verhältniss zum Zellkern steht, erscheint bei *Equisetum* wahrscheinlich. Der Umstand, dass es in seiner Structur und in seinem Verhalten Farbstoffen gegenüber den innerhalb des Kernes befindlichen Fasern so ähnelt, spricht dafür. Andererseits sieht man freilich in den Sporenmutterzellen von *Equisetum* das Trophoplasma abnehmen in dem Maasse, als das Kinoplasma heranwächst, was für den Ursprung des Kinoplasmas aus dem Trophoplasma zu sprechen scheint. Doch mag das Trophoplasma dann auch nur als Wachsthumsmaterial aufgebraucht worden sein.

Aus dem Vorhergehenden geht hervor, dass die Spindel in den Sporenmutterzellen von *Equisetum* in durchaus anderer Weise entsteht, als in den bisher beschriebenen Fällen auf thierischem Gebiete. Ein Centrosoma, welches sich in zwei theilt, von dessen Hälften Fäden ausgehen, welche die Spindel bilden, scheint hier vollständig ausgeschlossen zu sein, denn die Spindel entsteht in diesem Falle nicht an zwei Punkten oder in Verbindung mit zwei bestimmten Körperchen, sondern aus Fäden, welche gleichzeitig fast an der ganzen Kernoberfläche auftreten. Aus diesen Fäden entstehen nicht zwei, sondern zahlreiche Fadengruppen, welche erst durch nachträgliche Umordnung und theilweise Vereinigung der Büschel eine zweipolige Spindel bilden. Ich habe in den ruhenden Zellen trotz aller Bemühungen kein differenzirtes Gebilde nachweisen können, welches als Centrosoma sich hätte deuten lassen. Aber auch abgesehen von diesem negativen Befunde, scheint mir das ganze Verhalten der Fäden sowie die Art, wie die Fadenbüschel sich bilden, durchaus gegen das Vorhandensein eines Centrosoma zu sprechen. Es fehlt fast jeder Anknüpfungspunkt für einen Vergleich mit dem Vorgange, welcher bei thierischen Objecten bekannt ist, doch ist nicht zu bezweifeln, dass dieselben Kräfte in beiden Fällen im Spiele sind, nur in dem vorliegenden Falle nicht so

localisirt. Sie führen aber, wenn auch in anderer Weise, zu demselben Ziel, der Bildung der zweipoligen Spindel.

Es fragt sich, wie weit diese Art der Spindelbildung im Pflanzenreich verbreitet ist. Strasburger (1895, Taf. II, Fig. 20) hat für *Larix europaea* und Belajeff (1894, Taf. XII, Fig. 5 und Taf. XIII, Fig. 13 und 14) zuvor schon für *Larix* und für gewisse *Lilium*-Arten einen Vorgang beschrieben, welcher mit dem oben geschilderten in allen wesentlichen Punkten übereinstimmt. Die ersten Stadien, welche Belajeff gesehen hat, zeigen „ein im Plasma deutlich gezeichnetes Fadennetz, bestehend aus radial zur Zellwand gerichteten und strahlenförmig dem Zellkerne entspringenden Fasern“. Nach Strasburger's Schilderung zieht das Cytoplasma sein Fadengerüst um den Kern zusammen und streckt seine Fäden in Richtung der Kernoberfläche, so dass eben jener von Belajeff erwähnte Eindruck einer die Kernwand deckenden Filzschicht hervorgerufen wird. Die Fäden dieser Cytoplasmahülle zeichnen sich durch ihre Körnchenarmuth aus. „Auch treten diese Fäden meist schon mit deutlich violettem Tone hervor, während das nämliche Präparat die anderen körnigen Fäden des angrenzenden Cytoplasmas braun gefärbt zeigt. Zugleich werden in der noch geschlossenen Kernhöhle, im Anschluss an die Chromosomen, die Nucleolen und die wenigen zuvor vorhandenen Fäden, neue Fäden ausgebildet, die mit einem immer dichter werdenden Gerüstwerk die Kernhöhle füllen. Diese Fäden schliessen kleine Körner ein. Sie färben sich ausgeprägt violett. Die Kernwandung schwindet hierauf und die den Kern umhüllenden Fasern treten mit den inneren in Verbindung.“ Die Spindelanlage ist drei- oder viereckig, wird aber schliesslich ausnahmslos zweipolig. Eine ähnliche Art Spindelbildung hat Strasburger (1888, Taf. III, Fig. 39—52) für die Kerne des Embryosackwandbeleges von *Leucojum aestivum* beschrieben und abgebildet. Auch hat Strasburger (1882) in dem protoplasmatischen Wandbeleg des Embryosacks von *Galanthus nivalis* und Went (1887) in demjenigen von *Narcissus pseudonarcissus* und von *Fritillaria* eine ähnliche den Kern umgebende Spindelanlage beobachtet.

Nach den Angaben Farmer's (1895, a) scheint die Spindelbildung bei verschiedenen *Lilium*-Arten in ganz entsprechender Weise vor sich zu gehen. Seine Abbildungen zeigen, dass der Kern zunächst mit radial geordneten Fäden umgeben ist (1893, Holzschnitt 2, Fig. A), wie es schon Guignard (1891) für den Kern der Embryosackmutterzelle von *Lilium Martagon* abgebildet

hat. Darauf entsteht die Spindel, „selten an zwei gegenüberliegenden Punkten des Kerns oder in Verbindung mit zwei bestimmten Körpern, die als Centrosphären betrachtet werden könnten, vielmehr an verschiedenen Punkten im Protoplasma, und erst später gelangen diese Anlagen in annähernd convergirende Richtung zu den schliesslichen Polen der Spindel". Die Spindelanlagen sind zunächst mehrpolig, um schliesslich alle zweipolig zu werden.

Weniger vollständig lässt sich auch der Befund Farmer's (1895, b) bei *Aneura* und anderen Jungermanniaceen an den bei *Equisetum* beschriebenen anknüpfen. Bei *Aneura* entstehen Strahlensysteme an vier Punkten der Kernwand, doch ist jedes auf ein in der Kernwand eingeschlossenes Körnchen centrirt, dann verschmelzen die Strahlensysteme paarweise, um die zweipolige Spindel zu bilden. Die Strahlensysteme selbst entsprechen wohl im Uebrigen jener Strahlung, welche bei *Equisetum* meist stellenweise unterbrochen ist, bei *Lilium* aber den ganzen Kern umgiebt. In allen diesen Fällen bilden die ausstrahlenden Fäden durch Verschmelzung die zweipolige Spindel.

Resultate.

Kurz zusammengefasst haben wir folgende Resultate: Dicht an der Kernwand differenzirt sich im Cytoplasma, zur Zeit wo die Chromosomen sich sondern, eine Filzschicht, welche aus Fasern besteht, die zuerst unregelmässig verlaufen, sich aber alsbald senkrecht zur Kernwand anordnen. Durch Vereinigung der nach aussen gerichteten Fadenenden entstehen Fadenbüschel. Nachdem die Kernwand verschwunden ist, gelangen die Fäden in die Kernhöhle und treten in Verbindung mit den Fasern des Liningerüstes. Durch Verschmelzung der Fadengruppen entstehen neue Gruppen, welche sich in zwei gegenüberliegende Abtheilungen sondern. Jede Abtheilung besteht aus mehreren solchen Gruppen, welche endlich verschmelzen, um die zweipolige Spindel zu bilden. Centrosomen scheinen mir bei dieser Art Spindelbildung vollständig ausgeschlossen zu sein.

Verzeichniss der citirten Literatur.

Belajeff, W. 1894. Zur Kenntniss der Karyokinese bei den Pflanzen. Flora, LXXIX, 430—442. 1894.

Boveri, Th. 1895. Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies. Verh. der phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg, XXIX, 1895.

Campbell, D. H. 1895. Structure and development of the mosses and ferns, London and New-York, 1895, p. 454.
Farmer, J. B. 1893. On nuclear division in the pollen mother cells of *Lilium Martagon*. Annals of Botany, VII, 392. 1893.
— —. 1895, a. Ueber Kerntheilung in *Lilium*-Antheren, besonders in Bezug auf die Centrosomenfrage. Flora, LXXX, 56. 1895.
— —. 1895, b. On spore-formation and nuclear division in the Hepaticae. Annals of Botany, IX, 469. 1895.
Guignard, L. 1891. Nouvelles études sur la fécondation. Ann. des sc. nat. Bot., 7 série, Tome XIV. 1891.
Strasburger, E. 1882. Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne. Archiv f. mikr. Anatomie, XXI.
— —. 1888. Ueber Kern- und Zelltheilung. Jena, 1888.
— —. 1895. Karyokinetische Probleme. Pringsh. Jahrb., XXVIII. 1895.
Went. 1887. Berichte d. Deutsch. Botan. Gesellsch., 1887, p. 252.
De Wildeman, E. 1891. Sur les sphères attractives dans quelques cellules végétales. Bull. de l'Acad. Roy. de Belge, 3 série, XXI, 594—603.
Wilson, E. B. 1895. Archoplasm, Centrosome and Chromatin in the Sea-Urchin Egg. Journal of Morphology, XI, 443. 1895.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren sind mit dem Leitz'schen Objectiv, Oelimmersion $\frac{1}{16}$, Ocular 4, mit Hilfe der Abbé'schen Camera gezeichnet. Chromosmiumessigsäure-Präparate nach Safranin-Gentianaviolett-Orange-Färbung.

Tafel I.

Fig. 1. Kern bald nach der Sonderung der Chromosomen; dieselben haben eine Gestalt, welche sehr an die Vierergruppen bei thierischen Objecten erinnert.

Fig. 2. Kern mit Filzschicht umgeben.

Fig. 3. Kern mit Fäden umgeben, welche zum grössten Theil radial geordnet sind.

Fig. 4 und 5. Bildung der Fadengruppen.

Fig. 6. Fertig ausgebildete Fadengruppen.

Fig. 7. Die Kernwand im Begriff zu verschwinden.

Fig. 8. Die Kernwand ist vollständig verschwunden; die Fäden stehen in directer Verbindung mit den Chromosomen.

Fig. 9 und 10. Die Fadengruppen in zwei einander gegenüberliegenden Abtheilungen angesammelt.

Fig. 11. Zwei Hauptabtheilungen und (links) eine Nebenabtheilung.

Fig. 12. Gruppen näher zusammengerückt. Chromosomen noch nicht in Aequatorialplatte geordnet.

Tafel II.

Fig. 13. Gruppen noch näher zusammengerückt. Aequatorialplatte schon ausgebildet.

Fig. 14 und 15. Verschmelzung der Gruppen.

Fig. 16. Zweipolige Spindel.

Fig. 17. Metakinese.

Fig. 18. Diaster.

Beiträge zur Kenntniss der Kerntheilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen und Monokotylen.

Von

David M. Mottier.

Mit Tafel III—V.

Während des verflossenen Winters wurde eine Untersuchung der Kerntheilungen in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen von mir in Angriff genommen, und da die Ergebnisse mit den bisher auf diesem Gebiete veröffentlichten nicht ganz übereinstimmten, so habe ich die Untersuchung auch auf einige Monokotylen ausgedehnt.

Von Dikotylen wurden *Helleborus foetidus* L. und *Podophyllum peltatum* L., von Monokotylen einige Species der oft studirten Gattung *Lilium*, nämlich *L. Martagon*, *L. candidum*, *L. umbellatum* und *Fritillaria persica* untersucht. Für den Vergleich mit den bei den Gymnospermen sich abspielenden Processen lieferten die Pollenmutterzellen von *Pinus Laricio* das Material.

Zur Fixirung des Materials habe ich folgende Flüssigkeiten gebraucht: Chromosmiumessigsäure nach Flemming, Hermann'sche Platinchloridosmiumessigsäure, Mann's Gemisch, ferner Sublimatlösung in 1 % Essigsäure oder in Kochsalzlösung, Pikrinessigsäure und absoluten Alkohol.

Nach geeignetem Auswaschen wurde das Material entwässert, in Paraffin eingebettet und mit dem Mikrotom in 5 μ dicke Schnitte zerlegt. Zur Färbung der Schnitte wurden verschiedene Tingirungsflüssigkeiten gebraucht, nämlich Safranin-Gentianaviolett-Orange nach Flemming, Heidenhain's Eisen-Hämatoxylin, Tannin-Brechweinstein-Safranin nach Rawitz und andere. Nach vielen Versuchen erwies sich das Flemming'sche chromosmiumessigsaure Gemisch als das wirksamste Fixirungsmittel. Als ge-

eignetste Färbemethode stellte sich die dreifache Flemming'sche mit Safranin-Gentianaviolett-Orange heraus. Die bei dieser Fixirungs- und Färbeweise erhaltenen Präparate zeigten sich sehr brauchbar; es dürfte angebracht sein, hier näher auf die angewandten Methoden einzugehen.

Die vorhin erwähnte Flemming'sche Fixirungsflüssigkeit wurde in verschiedener Concentration angewandt, bis sich schliesslich folgende Zusammensetzung als die beste erwies:

1 %	Chromsäure	16 ccm,
2 „	Osmiumsäure	3 „
	Eisessig	1 „

Die aufgeklebten und vom Paraffin befreiten Schnitte bleiben in der Safraninlösung 10—12 Stunden, am besten eine ganze Nacht; sie werden mit Wasser und darauf mit Alkohol, dem eine Spur Salzsäure zugesetzt ist, ausgewaschen und endlich die Behandlung mit Alkohol so lange fortgesetzt, bis nur das Kernkörperchen in den ruhenden Kernen roth bleibt oder bis in Zellen mit in Theilung begriffenen Kernen das Cytoplasma und die sog. achromatischen Theile vollständig entfärbt sind. Ist dies erreicht, so kommen die Schnitte auf 3—5 Minuten in die Gentianaviolettlösung und dann nach sorgfältigem Abspülen mit Wasser auf $^1/_4$—1 Minute in eine verdünnte Lösung von Orange G, worauf die Schnitte sofort mit absolutem Alkohol abgespült und in Nelkenöl gebracht werden. Man kann die Schnitte in Nelkenöl unter dem Mikroskop prüfen, um zu sehen, ob die erwünschte Färbung erlangt wurde, wobei man jedoch darauf achten muss, dass das Nelkenöl nicht zu viel von dem Farbstoffe auszieht, was besonders bei den von den Liliaceen hergestellten Präparaten leicht eintritt. Um das Auswaschen des Gentianavioletts durch das Nelkenöl zu reguliren, was bei den Liliaceen nöthig ist, ersetzt man dasselbe nach sehr kurzer Einwirkung durch Cedernholzöl. Wenn die erwünschte Färbung erlangt ist, so werden die Schnitte in Canadabalsam eingeschlossen.

In ruhenden Kernen ist das Chromatin intensiv blau oder violett, das Kernkörperchen roth und das Cytoplasma braun oder grau gefärbt.

Das Chromatin von in Theilung begriffenen Kernen färbt sich gewöhnlich purpurroth, ein helleres Roth besitzt das Kernkörperchen, während die Spindelfasern violett und das Cytoplasma braun, grau oder unscheinbar blau erscheint.

Es ist nicht leicht den richtigen Zeitpunkt zu erfassen, in dem man mit dem Auswaschen der überflüssigen Farbstoffe durch Alkohol oder Nelkenöl aufzuhören hat. Man muss für jeden Theilungszustand die Einwirkungsdauer der verschiedenen Farblösungen ausprobiren, um eine möglichst gute Differenzirung zu erlangen. Es ist freilich nicht nöthig, dass die verschiedenen Zellbestandtheile stets genau die oben geschilderte Färbung aufweisen. In vielen Fällen bekommt man Präparate, in welchen die einzelnen Zellbestandtheile in etwas anderer und doch vortheilhafter Weise tingirt erscheinen.

In Zellen, welche man mit Sublimat oder Pikrinsäure oder absolutem Alkohol fixirte, tingiren sich die sogenannten achromatischen Kerntheile gar nicht oder nur sehr schwach.

Kurz nach der letzten Zelltheilung der Urmutterzellen, welche die Pollenmutterzellen liefert, fangen letztere langsam zu wachsen an. Ihr Kern ist verhältnissmässig gross und enthält ein feines, netzartiges Gerüst von Lininfäden, in welche Chromatinkörner eingelagert sind, sowie ein oder mehrere Kernkörperchen. Das Chromatin erscheint aus grösseren und kleineren Körnchen gebildet, welche für gewöhnlich in den Lininfäden regelmässig vertheilt liegen. Das Cytoplasma der Zelle weist einen gleichmässig netz- oder schaumartigen Bau auf (Fig. 27, Taf. IV).

Bei weiterem Wachsthum des Kerns vergrössern sich die Chromatinkörner wahrscheinlich dadurch, dass die kleinen Chromatinkörner zusammenrücken, und während die Lininfäden sich contrahiren, schliesslich zu immer grösseren Gebilden verschmelzen (Fig. 51, Taf. V).

In diesem Stadium stellt sich das Liningerüst mehr und mehr als ein complicirter Knäuel von Fäden dar, welche kurze Windungen besitzen. Die Chromatinkörner haben eine gleichmässigere Grösse erlangt und liegen in regelmässiger Vertheilung an den Lininfäden. Die schon vorhin festgestellte Contraction des Liningerüstes und das damit verbundene Zusammenrücken der Chromatinkörner dauert fort, so dass die Kernfäden, welche jetzt eine Reihe von Chromatinkörnern oder -scheiben von ziemlich gleichmässiger Grösse enthalten, gelockert erscheinen und in unregelmässigen Windungen durch die Kernhöhle hindurch laufen (Fig. 52, Taf. V).

Der Umriss einer jeden Chromatinscheibe ist gefranzt, und man kann ohne Weiteres sehen, dass die ganze Scheibe eine Ver-

einigung von kleineren Körnern ist. Die Scheiben sind unter sich in Form und Grösse etwas verschieden und haben nicht immer ganz genau dieselbe Orientirung im Lininfaden. Diese Thatsache und ferner die Drehung, welche der Faden mit Nothwendigkeit um seine Achse ausführen muss, machen oft den Eindruck, als wenn ein aus unregelmässigen Körnern zusammengesetzter Knäuel vorliegen möchte. Man sieht solche Bilder besonders gleich nach vollzogener Längsspaltung (Fig. 1, Taf. III). Die Chromatinscheiben sind nur bei den sorgfältigst tingirten Präparaten deutlich zu sehen, weil das Linin dadurch, dass es den Gentianaviolett-Farbstoff aufsaugt, die Scheiben zu verdecken vermag. In diesem Stadium sieht der Kernfaden, wenn das Gentianaviolett oder Safranin nicht genug ausgewaschen sind, mehr oder minder homogen aus. Nur kleine aufeinander folgende Anschwellungen bezeichnen im Faden die Stellen, wo die Chromatinscheiben liegen, deren gefranzter Umriss natürlich auch nicht zu erkennen ist. In gelungenen, mit Safranin-Gentianaviolett-Orange tingirten Präparaten sind die Scheiben blau oder violett gefärbt, das Kernkörperchen hellroth und das Cytoplasma schwach braun oder grau, das Linin bleibt fast farblos. Auch wenn die Zellenbestandtheile diese Färbung nicht haben, können die Scheiben oft deutlich in die Erscheinung treten. Die Färbemittel wirken bei verschiedener Länge der Einwirkung und des Auswaschens oft ganz verschieden, so dass sich die Scheiben z. B. purpurroth färben können, während die übrige Tinction dieselbe ist, wie oben angegeben wurde. Auch bei Anwendung von Eisen-Hämatoxylin (nach Heidenhain) erhält man gute Bilder der Chromatinscheiben.

Aus dem Mitgetheilten ist leicht zu ersehen, dass der Knäuel nicht aus aufeinander folgenden Chromatin- und Lininscheiben besteht, sondern einen ununterbrochenen Lininfaden darstellt, in welchem die Chromatinscheiben oder -körner eingelagert sind. Die überzeugendsten Bilder liefern solche Präparate, in denen der Farbstoff nicht vollständig aus dem Linin ausgewaschen wurde (Fig. 54a, 52, Taf. V).

Baranetzky[1]) hat schon im Jahre 1880 die Chromatinscheiben in den Pollenmutterzellen von *Tradescantia* beschrieben, aber unrichtig gedeutet. Für thierische Zellkerne wurden die Scheiben von Pfitzner[2])

---

1) Die Kerntheilung in den Pollenmutterzellen einiger Tradescantien. Botan. Zeitung 1880.

2) Morphol. Jahrb., Bd. 7, p. 289 ff.

entdeckt, für die Zellkerne der Pflanzen hat sie zuerst Strasburger[1]) ausführlich beschrieben.

Kurz nachdem, wie oben erwähnt, der Kernfaden im Knäuel sich contrahirt hat und dicker geworden ist, spalten sich seine Chromatin- und Lininelemente der Länge nach (Fig. 1, Taf. III und Fig. 54b, Taf. V). Die Tochterfäden bleiben entweder dicht aneinander liegen oder sie trennen sich, was manchmal der Fall ist (Fig. 53, Taf. V). Stets sind sie umeinander gedreht. In Folge dessen ist es schwer, die zwei parallelen Reihen von Scheiben auf den ersten Blick zu sehen; dies wird sogar ganz unmöglich dort, wo die Fäden kurze Biegungen machen; wenn man aber eine gerade Strecke des Kernfadens vor sich hat, dann kann man mit grösserer Deutlichkeit beide Reihen nebeneinander verfolgen. Ein solches Stadium liegt in Fig. 54b, Taf. V vor. Die Drehung der Tochtersegmente kann, nachdem der Faden durch Quertheilung sich in die bestimmte Anzahl von Chromosomen zerlegte, fortdauern und sie ist oft sogar noch in dem Stadium der Metakinese zu bemerken.

Es war mir mit Sicherheit möglich, in jeder der untersuchten Species die Längsspaltung festzustellen.

Guignard[2]) hatte bereits die Längsspaltung bei *Lilium Martagon* in einem so frühen Stadium beobachtet: „On distingue à un moment donné, dans le substratum protoplasmique hyalin qui forme la masse fondamentale du filament, au lieu d'une file de granulations plus on moins fusionnées, deux séries de granulation plus petites, qui sont l'indice d'un dédoublement longitudinal dans le filament et ce dédoublement s'effectue avant qu'on n'observe des bouts libres dans le peloton nucleaire.“ Andere Verfasser lassen anscheinend die Längsspaltung in einem späteren Entwickelungsstadium eintreten. Farmer[3]) hat neulich angegeben, dass die Längsspaltung erst bei der Quertheilung des Knäuels oder kurz vorher stattfindet. Er sagt: „As the nucleus proceeds through its changes the linin thread flattens and the chromatin is especially abundant at its edges; furthermore at certain entire transverse areas it is nearly absent. These spots mark the places where the original filament will split transversely into its twelve segments. Along with these changes the linin is seen to split longitudinally

1) Strasburger, Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne. 1882.

2) Nouvelles Études sur la Fécondation. Ann. des sciences nat. Bot., 7 série, T. 14, 1891, p. 174.

3) Farmer, Journal of the Royal Microscopical Society, Oct. 1895.

along its middle line from which the chromatin is nearly or quite absent. This is the longitudinal fission referred to by authors."

Den von Farmer geschilderten Zustand hatte Guignard[1]) in seiner Fig. 11 abgebildet. Ich habe niemals ein solches abgeplattetes, an den parallelen Rändern mit Chromatin versehenes Band beobachtet.

In den von mir untersuchten Pollenmutterzellen von *Helleborus* liegen, sobald der Kernfaden anfing kürzer zu werden und gleich nachdem die Längsspaltung stattgefunden hat, die Tochterfäden meist sehr dicht aneinander, oft sind sie allem Anscheine nach verschmolzen, so dass keine Spur von der Längsspaltung mehr zu sehen ist. In manchen Fällen kann man die Längsspaltung aber sehr deutlich beobachten. Bei *Podophyllum* und *Lilium* sind hingegen die Tochterfäden während der weiteren Entwickelung gewöhnlich als solche erkennbar, obgleich sie dicht aneinander liegen und um sich selbst gedreht erscheinen (Fig. 28, Taf. IV; Fig. 2, Taf. III).

Der Chromatinknäuel, welcher in seinen früheren Entwickelungsstadien sehr stark cyanophil war, wird jetzt mehr und mehr erythrophil und färbt sich roth oder purpurroth. Nur ein einziges, oder auch mehrere vacuolige Kernkörperchen sind zugleich vorhanden (Fig. 2, Taf. III; Fig. 28, Taf. IV; Fig. 52, 53, Taf. V).

In günstigen Fällen findet man zwischen parallel verlaufenden Abschnitten des Knäuels sehr feine Fäden ausgespannt. Bei *Podophyllum* dringen, wie es mir scheint, sehr zarte Cytoplasmafäden durch die Kernwandung hindurch und befestigen sich an dem Chromatinknäuel. Wenn eine ziemlich lange Strecke des Kernfadens in der Nähe der Kernwandung hinläuft, kann man bemerken, wie die Cytoplasmafäden sich in ziemlich kurzen Abständen an den Knäuel befestigen, als ob sie denselben in dieser Lage halten sollten. Die Kernwandung zeigt jetzt keinen so scharfen Contour mehr, wie an dem ruhenden Kern. Sie scheint aus einer Cytoplasmagrenzschicht zu bestehen (Fig. 28, 29, Taf. IV). Unter Kernwandung verstehe ich ein sehr zartes Kinoplasmanetzwerk, dessen Maschen an den ruhenden Kernen so zusammengepresst sind, dass eine scharfe Linie zu Stande kommt, wie wir sie beobachten können, wenn wir den Kern im optischen Durchschnitt betrachten. Sobald die Maschen sich ausbreiten, was bei dem sich vergrössernden Kern geschieht, verliert die Kernwandung allmählich ihren scharfen

1) l. c., Taf. 10.

Contour. Es kann nicht mit Sicherheit behauptet werden, dass die feinen Fäden durch die Kernwandung dringen und in dem Cytoplasma weiter laufen, weil sie sehr zart sind und sich nicht weit in ihrem Verlaufe verfolgen lassen. Doch glaube ich bei *Podophyllum* einen genügenden Beweis für diese Ansicht beibringen zu können.

Ganz entsprechende Erscheinungen kommen, wie bekannt, bei anderen Species vor, es lässt sich aber nicht ganz sicher feststellen, ob jene Fäden, um die es sich handelt, wirklich durch die Kernwandung eindringen. Es lassen sich ähnliche Fäden auch sonst erkennen, an welchen die aus dem Knäuel ausgesonderten Chromosomen befestigt sind, und man hat oft die Vermuthung ausgesprochen, dass diese Fäden es sind, welche die Chromosomen an der Kernwandung halten. In vielen Fällen, z. B. bei *Fritillaria*, besonders wenn die Chromosomen in der Mitte oder auf einer Seite der Kernhöhle durch die Reagentien um das Kernkörperchen herum zusammengeballt wurden, sieht man auch zahlreiche Fäden, die von den Chromosomen nach der Kernwandung sich erstrecken und dort befestigt sind. Diese Fäden tingiren sich blau oder violett, gerade wie entsprechende Cytoplasmafäden.

Alle diese Erscheinungen bestärken mich in der Ansicht, dass die Chromosomen oder der Chromatinknäuel immer mit dem Cytoplasma in engerer Verbindung stehen.

Die Entwickelungsperiode des Kernes, deren Endergebniss der lockere Knäuel ist (und welche von den Figuren 51 und 53, Taf. V umfasst wird), nennt Moore Synapsis. Das Gerüstwerk besitzt alsdann, wie alle Forscher übereinstimmend angeben, eine grosse Empfindlichkeit den Reagentien gegenüber, und ballt sich unter dem Einfluss derselben zusammen. Moore ist der Meinung, dass dieses Zusammenballen ein normaler Vorgang sei.

Die Beobachtung lehrt aber, dass wir es aller Wahrscheinlichkeit nach hier mit einem Kunstproduct zu thun haben. In demselben Schnitt kommen nämlich Kerne ohne und solche mit zusammengeballtem Gerüst nebeneinander vor. Der in Fig. 51, Taf. V abgebildete Zustand und auch spätere Entwickelungsstadien, zeichnen sich durch eine besondere Empfindlichkeit gegen Reagentien aus,

---

1) J. E. S. Moore, On the Structural Changes in the Reproductive Cells during the Spermatogenesis of Elasmobranchs. Quarterly Journal of Microscopical Science, Vol. 38, N. S., Nov. 1895.

so dass das Zusammenballen hier fast regelmässig stattfindet. Auch auf viel späteren Stadien (vergl. Fig. 1 und 2, Taf. III) findet das Schrumpfen des Gerüstes in einzelnen Kernen statt, die neben solchen liegen, in welchen das Gerüst gar nicht verändert wurde, und es unterliegt keinem Zweifel, dass wir es hier mit einem sehr empfindlichen, immer die Tendenz sich zu contrahiren bewahrenden Object zu thun haben.

Nach den bis jetzt vorliegenden Untersuchungen ist die Spindelentwickelung bei den Phanerogamen nur unvollkommen bekannt, und die Ansichten sämmtlicher Verfasser weichen von einander ab. Vor schon langer Zeit sind dreipolige Spindeln von Strasburger[1]) und späterhin auch von anderen Forschern beschrieben worden, aber man stellte noch nicht fest, ob dieselben normale Entwickelungsstadien der typisch zweipoligen Spindel repräsentiren.

Belajeff[2]) hat schon vielpolige Spindeln für *Larix* und einige Liliaceen beschrieben und die Vermuthung ausgesprochen, dass dieselben Entwickelungsstadien der zweipoligen Spindeln seien. Die Richtigkeit dieser seiner Ansicht kann ich jetzt mit Sicherheit behaupten. Die von ihm angegebenen Stadien stimmen im Allgemeinen ziemlich gut mit denen überein, welche ich erhielt.

Da die hierauf bezüglichen Vorgänge bei *Podophyllum* und *Lilium* in einigen Details von einander abweichen, so halte ich es für besser, beide einzeln hier vorzuführen.

Auf den für *Podophyllum* in Fig. 28, Taf. IV abgebildeten Stadien zeigt das Cytoplasma einen feinen netzartigen oder faserigen Bau. So weit meine Erfahrung reicht, giebt es unter den Dikotyledonen kein günstigeres Object, um die feinere Structur des Cytoplasmas zu studiren, als gerade dieses.

Einige der Fasern des Netzwerkes zeigen eine radiäre Anordnung um den Kern und laufen von demselben zur Zellwand oder zur Hautschicht; andere aber strahlen von bestimmten Punkten im Cytoplasma aus und bilden schöne Astern, welche hier Cytoastern genannt werden mögen (Fig. 28, Taf. IV). Dabei kann man viele Mikrosomen von verschiedener Grösse bemerken, die theils

---

1) Ueber Kern- und Zelltheilung. Histol. Beiträge, 1888.

2) Zur Kenntniss der Karyokinese bei den Pflanzen. Flora, Ergänzungsband zum Jahrg. 1894.

den Fasern angelagert, theils in den Winkeln der Maschen zerstreut sich zeigen. Die Cytoastern können entweder isolirt sein, so dass man nur einen einzigen auf einem Schnitt sieht, oder es kommen, wie es oft der Fall ist, mehrere nebeneinander vor, welche dann miteinander in Verbindung stehen und eine mit der Kernwandung gleichsinnig orientirte Reihe bilden. Viele Pollenmutterzellen werden durch Längenwachsthum der Antheren und gegenseitigen Druck oval oder elliptisch (Fig. 28, 29, Taf. IV). Der Kern besitzt oft eine excentrische Lage und in Folge dessen kommt die Hauptmasse des Cytoplasmas nach einem Ende der Zelle hin zu liegen. Dort werden alsdann auch die Cytoastern besonders ausgebildet. Sie wurden nicht in allen Zellen beobachtet, aber in diesem Stadium sind sie stets vorhanden. Oft sieht man mehrere in einem Schnitte, aber eine bestimmte Orientirung zum Kern scheinen sie nicht zu haben, nur dass sie gewöhnlich ungefähr in gleichem Abstand von Kern- und Zellwand liegen. Die Cytoastern verdanken anscheinend ihren Ursprung in verschiedenen Richtungen laufenden Fäden, die an bestimmten Stellen sich kreuzen, und an diesen Kreuzungspunkten werden sehr oft Mikrosomen eingelagert.

Unter den von einzelnen Punkten der Kernwandung ausstrahlenden Fasern divergiren kleine Bündelchen nach aussen. In vielen Fällen kommen die Windungen des Kernfadens an diesen Stellen in Berührung mit der Kernwandung, und sind dies auch die Punkte, an welchen die Cytoplasmafäden eintreten und sich dem Chromatinknäuel anlegen (Fig. 28, Taf. IV). In diesem Stadium der Entwickelung zeigt der Knäuel die Tendenz sich zu contrahiren, und löst sich sehr oft von der Kernwandung ab. Unter Umständen wird er durch das Mikrotommesser verschoben. Es lässt sich in diesem Stadium nicht feststellen, ob die, jene eben beschriebene Orientirung zeigenden Cytoplasmafasern besondere morphologische Bestandtheile des Cytoplasmas sind, aber es unterliegt keinem Zweifel, dass sie bestimmt sind, eine bedeutende Rolle in der Karyokinese zu spielen.

Sobald nämlich der Chromatinknäuel in die Chromosomen durch Quertheilung zerlegt ist, werden die Cytoplasmafäden stärker und tingiren sich intensiver mit Gentianaviolett. Ihre Orientirung hängt von der Form der Zelle und der Lage des Kernes in derselben ab; bei dem weiteren Fortschreiten der Karyokinese nehmen sie jedoch eine mehr und mehr radiale Anordnung an, bis dass endlich die Cytoastern vollständig verschwunden sind (Fig. 29 und 30,

Taf. IV). Später zeigen sie sich zu Büscheln vereinigt, deren vier oder fünf in einem einzigen Medianschnitt zu sehen sind (Fig. 31, Taf. IV).

Zwischen den Büscheln sammeln sich braun gefärbte schaumige Plasmamassen, die einen scharfen Contrast gegen die violetten Strahlenbüschel bilden. Diese Structuren treten in den Präparaten mit schematischer Deutlichkeit hervor. Da aus diesen Strahlungen die zukünftigen Spindelfasern werden, so haben wir vor uns eine sehr ausgezeichnete Differenzirung von Kinoplasma und Trophoplasma im Sinne Strasburger's[1]). Was die Frage betrifft, ob das Kinoplasma und Trophoplasma bestimmte morphologische Einheiten des Cytoplasma sind, so will ich mich hier nicht bestimmt zu derselben äussern. Dass man das Kinoplasma aber von einer verhältnissmässig frühen Entwickelungsperiode der Kerntheilung ab mit Präcision verfolgen kann, und dass dasselbe eine sehr bedeutende Rolle in der Karyokinese spielt, lässt sich nicht mehr bezweifeln.

Auf diesem Stadium sind die Chromosomen ziemlich gross und dick, und in einem dünnen Schnitt sieht man oft nur Stücke derselben (Fig. 31, Taf. IV). Das Verhalten der Chromosomen werden wir später genauer betrachten.

Bald verliert das Kinoplasma seine radiale Anordnung und bildet den schon früher oft beschriebenen lockeren Filz[2]) um den Kern herum, dessen Membran gleichzeitig verschwindet.

Dieser Filz steht mit der Hautschicht durch zarte Plasmafäden in Verbindung. Jetzt dringen die Kinoplasmafasern in die Kernhöhle hinein, befestigen sich an den Chromosomen, wobei gleichzeitig einzelne Pole in dem Filz hervortreten. Später kommen noch andere Pole hinzu, bis endlich 4—6 in einem einzigen Schnitt gefunden werden können. In Fig. 33, Taf. IV haben wir einen vielpoligen, aus Kinoplasmafasern zusammengesetzten Körper vor uns, der die Chromosomen umschliesst. Nicht alle Pole erreichen die Zellwand, einige enden vielmehr frei im Cytoplasma. Das Cytoplasma weist im Uebrigen wabige Trophoplasmamassen und einige sehr zarte Plasmafäden auf.

Während sich diese Vorgänge abspielten, verschwand der Nucleolus. Zunächst zerfiel er in mehrere Körper von verschiedener

1) Strasburger, Histologische Beiträge, 1892.

2) Strasburger, Histologische Beiträge, 1888. — Karyokinetische Probleme. Jahrb. f. wiss. Botanik, 1895. — Belajeff, Flora, Ergänzungsband zum Jahrg. 1894.

Grösse. Bei der Anlage der vielpoligen Spindel nun treten im Cytoplasma kleinere, dem Nucleolus ähnlich tingirte Körper auf. Bei *Podophyllum* sind sie nicht häufig, und manchmal sind sie überhaupt nicht zu sehen.

Die nächste Veränderung, die sich geltend macht, besteht darin, dass einige der Pole verschwinden. Die Bipolarität der Spindel beginnt hervorzutreten, so dass wir Bilder von 4—3poligen und schliesslich von der typischen zweipoligen Spindel bekommen (Fig. 34, Taf. IV; Fig. 37, Taf. V). So weit man es abschätzen kann, werden einige, vielleicht schwächere Pole eingezogen, andere rücken zusammen. Nach den vorliegenden Bildern ist es höchst wahrscheinlich, dass beide Processe gleichzeitig stattfinden. Dies dauert so lange fort, bis die Umwandlung zur bipolaren Spindel vollendet ist, wobei sich die Chromosomen zur Aequatorialplatte angeordnet haben.

Die soeben geschilderten Entwickelungsphasen sind rasch durchlaufen. Die vier- und dreipoligen Stadien dauern verhältnissmässig länger als die mit noch zahlreicheren Polen, so dass sie früher auch häufiger beobachtet werden konnten.

Unter den vielen Tausenden studirter Spindeln wurde nur ein einziger Fall bemerkt, welcher in überzeugender Weise zeigte, dass eine dreipolige Spindel bis zu den Anaphasen erhalten bleiben kann. In diesem Fall begaben sich übrigens nur ein oder zwei Chromosomen nach dem dritten seitlich gelegenen Pole. — Wie man das erwarten konnte, wurden kleine Abweichungen bei der Spindelbildung beobachtet, doch die oben beschriebenen Vorgänge können als typisch gelten. Die Spindelpole sind entweder scharf zugespitzt oder abgestumpft und erreichen nicht immer die Zellwand. Die Spindelachsen können parallel mit der Längsachse der Zelle laufen oder einen beliebigen Winkel mit derselben bilden.

Bei *Helleborus* ist die Entwickelungsgeschichte der Spindel dieselbe wie bei *Podophyllum*, jedoch lieferte diese Pflanze nicht solch' günstiges Material für dieses Studium. Hier ordnet sich das Kinoplasma nicht so deutlich in gesonderten Büscheln an.

Von der Gattung *Lilium* wurden drei Species untersucht, *L. candidum*, *L. Martagon* und *L. umbellatum*. Unter diesen zeigte sich *L. candidum* als sehr geeignetes Object zum Studium der Spindelbildung.

Die Anordnung der Kinoplasmafasern ist nicht in allen Fällen dieselbe. Oft sind diese Fasern radiär um den Kern orientirt, was auch von verschiedenen Beobachtern schon geschildert wurde. Die Strahlen sind aber gleichmässiger vertheilt wie bei *Podophyllum* und

zeigen nicht solche Tendenz von bestimmten Stellen an der Kernwandung aus zu divirgiren, obgleich diese Orientirung auch vorkommt (Fig. 3, Taf. III). In allen drei Species von *Lilium* bilden die meisten Kinoplasmafäden um den Kern einen Filz, der eine mittlere Lage im Cytoplasma zwischen Kern und Zellwand einnimmt (Fig. 5, Taf. III). In solchen Fällen kommen auch einige radiäre Fäden vor. Die Reste des Cytoplasma bilden ein Wabenwerk, in welchem viele Mikrosomen eingelagert sind.

Wie bei *Podophyllum* und *Helleborus* ist der Kern in diesem Stadium mit einer nicht tingirbaren Flüssigkeit, dem Kernsaft, gefüllt. Die Chromosomen stehen miteinander und mit der Kernwandung durch sehr feine Fasern in Verbindung.

Der nächst folgende Schritt in der Spindelbildung kann wohl verschieden ausfallen. Allen Erscheinungen nach tritt in den mit strahlenden Kinoplasmafasern versehenen Zellen die Tendenz hervor, ehe die Kernwandung verschwindet, Pole zu bilden. Gruppen von strahlenden Kinoplasmafasern convergiren alsdann an verschiedenen Punkten in der Nähe der Zellwand (Fig. 4, Taf. III), und gleichzeitig bilden andere Fasern einen Filz um den Kern herum. Die in Fig. 3 und 4, Taf. III dargestellten Zellen waren in demselben Antherenschnitte vertreten, der eine ganze Reihe von Spindelentwickelungsstadien zeigte. In Fig. 6, Taf. III, einem späteren Stadium als dem in Fig. 5, Taf. III abgebildeten Zustande, bieten die Kinoplasmafasern ein anderes Bild dar. Sie bewegen sich nach der Kernwandung, um einen um den Kern herum liegenden Filz zu bilden. Bald nachher ist die Kernwandung durch den Filz ersetzt (Fig. 7, Taf. III), und beginnen die Kinoplasmafasern in die Kernhöhle einzudringen. Bestimmt ausgeprägte Pole (oder nur einer) sind noch nicht vorhanden; dieselben fehlten auch in den anderen Schnitten aus derselben Zelle. Es ist höchst wahrscheinlich, dass bei solcher Anordnung der Fasern, wie sie uns in Fig. 7, Taf. III entgegentritt, nicht so viele Pole zu Stande gekommen wären, wie etwa in dem durch die Fig. 10, Taf. III vorgeführten Falle.

In anderen Fällen treten aber mehrere Pole auf (Fig. 8, Taf. III), und haben wir alsdann einen sehr merkwürdigen, unregelmässigen, vielpoligen, aus Kinoplasmafilz bestehenden Körper vor uns, welcher die Kernhöhle umfasst, in welche Fasern von verschiedenen Seiten her eindringen. Fig. 8 und 9, Taf. III führen uns zwei aufeinander folgende Schnitte aus derselben Zelle vor.

In Fig. 8, Taf. III sieht man einen Aster, der sich kreuzenden Fasern seinen Ursprung verdankt. Ein solches Bild wurde nur in diesem Falle gesehen.

Nach und nach dringen noch mehr Kinoplasmafasern in die Kernhöhle ein, bis dieselbe als solche nicht mehr zu erkennen ist. Die auf diese Weise entstehende vielpolige Spindel besteht aus einer Fasermasse, in welcher die Chromosomen unregelmässig vertheilt erscheinen. Hierauf werden die Chromosomen zusammengedrängt, und an jedem befestigen sich Faserbündel (Fig. 11, 12, Taf. III). Wegen der unregelmässigen Anordnung der Chromosomen und der Kreuzung der Fasern ist in diesem Stadium die Art der Befestigung der Chromosomen an den Fasern nicht mit Sicherheit zu eruiren.

Bald macht sich die Bipolarität der vielpoligen Spindel geltend, und so wie ich es bei *Podophyllum* geschildert habe, wandelt sich der vielpolige Körper in die typisch bipolare Spindel um. Gleichzeitig ordnen sich die Chromosomen zur Aequatorialplatte an. Diese Umwandlung vollzieht sich in der Weise, dass einige, vielleicht schwächere Pole eingezogen werden und andere stärkere zusammenrücken (Fig. 11, 12, 13, Taf. III), und es liesse sich die Frage aufwerfen, ob diese Vorgänge durch die Chromosomen oder die Spindelfasern selbst bewirkt werden. Centrosomen oder Centrosphären sind sicher nicht vorhanden.

Bei den gelungensten Präparaten sind die Spindelfasern violett oder grau tingirt, die Chromosomen roth oder purpurroth, während das Cytoplasma eine unscheinbare graue Farbe zeigt. Die Spindelfasern von *Lilium* und *Pinus Laricio* halten das Gentianaviolett nicht so stark zurück wie die von mir untersuchten Dikotyledonen; vielmehr geht die Farbe aus denselben sehr leicht heraus. Das Orange erleichtert hier in auffälliger Weise das Auswaschen des überflüssigen Gentianavioletts. Lässt man das Orange lange genug einwirken, bis das Cytoplasma braun gefärbt erscheint, so wird das Gentianaviolett aus den Spindelfasern fast vollständig ausgewaschen und dieselben lassen sich nicht gut verfolgen.

Was die früheren Stadien der Spindelentwickelung anbetrifft, so stimmen die vorliegenden Resultate nicht mit den Angaben Belajeff's[1]) überein. Von *Lilium* giebt er an: „Wie bei *Larix*, so bildet sich auch hier vor dem Verschwinden der Kernwandung

1) Belajeff, l. c., p. 437.

im Kern selbst ein dichtes Fasergeflecht, welches mit den Chromatinsegmenten in Verbindung steht." Bei den hier in Frage stehenden Lilien ist dies nicht der Fall. Vor dem Verschwinden der Kernwandung ist der Kern mit einer nicht tingirbaren Flüssigkeit, dem Kernsaft, gefüllt, und nur eine verhältnissmässig kleine Zahl von feinen Fäden, die in Verbindung mit den Chromosomen und der Kernwandung stehen, sind vorhanden. Zur Zeit, wo ein dichtes Fasergeflecht in der Kernhöhle erscheint, ist die Kernwandung theilweise oder wie meist vollständig verschwunden.

Bei *Lilium* beginnt die Spindelentwickelung entweder in der Mitte oder in einem Ende der Antheren und schreitet von da aus weiter fort, so dass man in wenigen aufeinander folgenden Längsschnitten oder in günstigen Fällen in einem einzigen Schnitt oft eine vollkommene Reihe von Entwickelungsstadien bekommt. Die Entwickelung kann in unbedeutenden Details etwas abweichen, doch sind die hier geschilderten Stadien typisch.

Nachdem Belajeff[1]) die von ihm beobachteten mehrpoligen Entwickelungsstadien der Spindel beschrieben hatte, warf er folgende Frage auf: „Da diese Figuren auf den Schnittserien fast immer beim Uebergang vom lockeren Knäuelstadium zum Kernspindelstadium beobachtet werden, sollten dieselben nicht Uebergangsstadien vorstellen? Ist nicht der Zellkern vor der Spindelbildung immer vielpolig, wobei in einigen Fällen auf den Schnitten je nach der Richtung derselben, bloss ein oder zwei, in anderen drei und in wenigen Fällen auch vier Pole beobachtet werden?" Diese Frage sind wir jetzt im Stande bejahend zu antworten.

Die fertige Spindel ist bald zugespitzt, bald stumpf. An jedem Chromosom sind zwei scharf hervortretende Bündel von Spindelfasern, die „Zugfasern", befestigt, die nach den gegenüberliegenden Polen laufen; andere, die „Leitfasern", laufen von Pol zu Pol, und noch andere divergiren allmählich von den Polen in der Richtung zur inneren Peripherie der Zellmembran und berühren letztere in verschiedenen Stellen, wobei sie sich mit den von entgegengesetzten Punkten ausstrahlenden Fäden kreuzen.

Diese Orientirung der Spindelfasern fand sich bei allen von mir untersuchten Pflanzen wieder (Fig. 16, Taf. IV, Fig. 37 u. 60, Taf. V).

---

1) l. c., p. 438.

Die Spindel bietet nicht, wie es auf den ersten Blick erscheint, ein System von meridional nach den Polen zu convergirenden Fasern, sondern, wie in dünnen Schnitten sehr leicht zu sehen ist, kreuzen sich und anastomosiren die Fasern miteinander, so dass die Spindel den Eindruck von einem in der Richtung der Pole gestreckten Fasergeflecht macht (Fig. 13, Taf. III).

Auf dem Spindelstadium bei *Podophyllum* und *Helleborus* finden wir auch die grossen, in früheren Entwickelungsstadien bemerkten Massen von schaumartigem Plasma, von Trophoplasma, wieder, die an der Peripherie der Zelle liegen (Fig. 33, Taf. IV). Auf dem entsprechenden Stadium des Tochterkernes ist das Trophoplasma meistens zwischen den Spindeln angesammelt (Fig. 65, Taf. V). Zuerst sah ich diese Ansammlung als Kunstproduct an, aber eine Untersuchung von frischem Material von *Pinus*, dem auch ein solches Verhalten zukommt, bewies, dass dieser Zustand ein normaler ist.

Die vorliegenden Erfahrungen lehren ohne Weiteres, dass die Spindel hier fast nur aus dem Cytoplasma entsteht. Die Intranuclearsubstanz, auch wo sie am reichlichsten vorhanden ist, ist keineswegs ausreichend, um die Spindel zu bilden. — Obgleich das Verhalten der Chromosomen bei den betreffenden Species viele Aehnlichkeiten mit anderen pflanzlichen und auch einigen thierischen Zellen besitzt, so weicht doch die Entwickelungsgeschichte der Spindel in einer sehr merkwürdigen Weise von der der niederen Pflanzen und der Thiere ab. Hier giebt es weder Centrosomen oder Centrosphären, wie sie in jenen pflanzlichen und den thierischen Zellen, sowohl in vegetativen Zellen, als auch in Fortpflanzungszellen, sowohl der in Theilung begriffenen als auch der im Ruhezustande befindlichen beschrieben worden sind. Es zeigen sich auch keine Körper, die mit diesen Structuren irgend welche Aehnlichkeit haben, oder in irgend welcher Beziehung zu der Karyokinese stehen.

Thatsächlich entwickelt sich die Spindel bei den Algen[1]), Pilzen[2]) und Lebermoosen[3]) ganz anders wie bei *Podophyllum*, *Helleborus*, *Lilium* und *Pinus*. Wenn der hier geschilderte Entwickelungsvorgang für sämmtliche Phanerogamen gilt, so haben wir im Pflanzenreich zwei wohl begrenzte Typen von Spindelbildung,

---

1) Swingle, s. den späteren Aufsatz.

2) Harper, Beitrag zur Kenntniss der Kerntheilung und Sporenbildung im Ascus. Berichte d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. XIII, 1895.

3) Farmer, On Pallavicinia decipens. On the Occurrence of Centrospheres in Pellia epiphylla Nees. Annals of Botany, 1894.

die wir vorläufig als Thallophyten- und Cormophyten-Typus bezeichnen wollen, zu unterscheiden.

Ueber die Verbreitung dieser Typen in den verschiedenen Pflanzenabtheilungen und das eventuelle Vorkommen von Uebergangsformen, müssen uns weitere Untersuchungen belehren.

Die vorausgehenden Beobachtungen von Osterhout zeigen, dass bei *Equisetum* die Spindelbildung nach dem Cormophytentypus erfolgt. Welcher Typus bei den anderen Pteridophyten herrscht, wird sich aus späteren Untersuchungen ergeben.

Bei dem Cormophytentypus ist es sehr schwer zu begreifen, was für Kräfte es sind, durch welche die vielpolige Spindel in die zweipolige umgewandelt wird. Eine mechanische Erklärung ist, so weit unsere Kenntnisse reichen, zunächst ausgeschlossen. Orientiren die Chromosomen selbst die Spindelfasern oder liefern die letzteren die richtende Kraft, oder wirken beide zusammen? Um diese Frage zu beantworten, haben wir keinen entscheidenden Anknüpfungspunkt.

Wir haben gesehen, dass die Chromatinelemente und das Kinoplasma oder Cytoplasma immer in Verbindung miteinander bleiben. Wie es mir scheint, beherrschen die Spindelfasern selbst den ganzen Process, doch kann es nicht behauptet werden, dass das Chromatin vollkommen passiv bleibe.

Zur Erklärung des Verhaltens der Chromosomen bei der ersten Theilung der Pollenmutterzelle von *Lilium* sind in der allerletzten Zeit mehrere Versuche gemacht worden.

Miss Sargant[1]) giebt an, dass die V-förmig auseinander weichenden Tochterchromosomen ihren Ursprung einer Biegung verdanken, die sie erfahren, nachdem sie in den Aequatorialplatten angelangt sind.

Auch Farmer[2]) hat in seiner letzten diesbezüglichen Mittheilung angegeben, dass die Chromosomen sich umbiegen, aber dieses Umbiegen soll in einer ganz anderen Weise und in einem verschiedenen Entwickelungsstadium stattfinden. Er sagt: „A certain number of the twelve chromosomes (formed by the transverse breaking up of the filament as above described) are still seen to be completely split longitudinally. Many of them, however, are only cleft along

1) Ethel Sargant, Journal of the Royal Microscop. Society, June 1895.
2) J. B. Farmer, Journal of the Royal Microscop. Society, Oct. 1895.

the middle, and are closed at one or both ends, thus forming closed links or ellipses — the closed rings of Flemming's Figures. As the process of mitosis progresses, the twelve segments are seen to be distributed just within the wall of the nucleus, and to assume, in many cases, a curved form. They then almost suddenly retreat to the equatorial plane of the nucleus, and this happens concomitantly with the formation of the achromatic spindle. At this stage the number of ellipse-shaped chromosomes is relatively increased and I regard this as the result of the fission at the ends of a number of those in which the longitudinal fission had extended throughout their entire length. Each chromosome now bends over on itself so as to place its originally distant ends into close apposition. This and the following stages can be easily understood by bending an elliptical loop of wire in the corresponding fashion. The bending takes place in such a way that the approximated ends are directed radially outwards to the periphery of the spindle, and thus each chromosome appears split almost, but not quite, to its central end, with the peripheral limbs diverging. The divergence of the limbs may be quite obliterated, if the bending on itself of the chromosome is very complete, as the slit then becomes indistinguishable."

Darin, dass die Chromosomen sich umbiegen oder zusammenklappen, stimme ich mit Farmer überein, aber es ist gar nicht nöthig, dass sie zuerst Ellipsen oder Ringe bilden sollten, weil bei *Lilium* und *Fritillaria* solche Formen nur Ausnahmen sind. Die Chromosomen können auch die V-förmige Biegung erfahren, ohne dass sie zuerst zusammenklappen. Der Regel nach bieten uns die Chromosomen bei Lilienarten während der Spindelbildung die in Fig. 9, 10 und 11, Taf. III dargestellten Bilder dar, wobei Ellipsen oder Ringe nur ausnahmsweise sich zeigen. Bei *Podophyllum* und *Helleborus* liegen die Verhältnisse anders; doch kommen wir auf diese Pflanzen weiter unten zu sprechen.

Es ist kaum möglich, das Verhalten der Chromosomen bei der Theilung der primären Kerne der Pollenmutterzellen bloss aus der Beobachtung der Spindelbildungsstadien richtig zu beurtheilen. Auf diesen Stadien liegen die aneinander stossenden Theile der wie gewöhnlich zusammengeklappten Chromosomen entweder dicht aneinander oder sie sind fast verschmolzen, so dass weder eine Spur von Längsspaltung noch eines Zusammenlegens an denselben erkennbar ist. Auch können die zusammengelegten Theile um sich selbst

gedreht sein, wodurch der wirkliche Bau der Chromosomen noch undeutlicher wird.

Um ihr wirkliches Verhalten kennen zu lernen, muss man die Entwickelung der Chromosomen Schritt für Schritt vom Knäuel an bis zur Spindel verfolgen.

Auf die Entwickelung des Chromatinknäuels haben wir schon hingewiesen. Jedes der Chromosome, in welche der Knäuel durch Quertheilung zerlegt wird, besteht aus zwei durch die vorherige Längsspaltung gebildeten Tochtersegmenten. Die Tochtersegmente können so dicht aneinander liegen, dass die Längsspaltung vollständig verborgen erscheint, wie es bei *Helleborus* sehr oft der Fall ist; in günstigen Fällen sind aber die beiden Schwestersegmente leicht unterscheidbar, so fast immer bei *Podophyllum*. Oft bilden sie hufeisenförmige Gebilde, Ellipsen oder Ringe, besonders bei *Podophyllum;* bei *Lilium* sind solche Bilder hingegen Ausnahmeerscheinungen. In allen den angeführten Objecten erscheinen die Segmente fast immer umeinander gedreht (Fig. 29, Taf. IV; Fig. 55, Taf. V).

Bei den Lilien ist es Regel, dass die Chromosomen hierauf zusammenklappen, und zwar in der Weise, dass die gegenüberliegenden Enden in Berührung gebracht werden (Fig. 25*a*, Taf. IV), wobei sie sich gleichzeitig verkürzen. In vielen Fällen findet das Zusammenlegen verhältnissmässig schnell statt, so dass viele Chromosomen schon fertig U-förmig gebogen sind, wenn sie aus dem Knäuel hervortreten. Wenn sie alsdann an der Kernwandung liegen, sehen sie wie dicke zusammengebogene Stäbe aus. In diesem Stadium ist die Biegungsstelle sehr leicht erkennbar, in anderen jedoch ist meist nichts von der Längsspaltung oder dem Zusammenklappen zu sehen. Es giebt auch Zustände, wo die Chromosomen an der Umbiegungsstelle durchbrochen erscheinen, in Folge dessen man ein Bild von zwei nebeneinander liegenden Stäbchen vor Augen hat. Sehr oft erleiden die zusammengeklappten Glieder eine Drehung um sich selbst. Bei den Lilien ist, wie gesagt, das Zusammenklappen Regel, aber es kommen auch da Ausnahmen vor. Einige Chromosome bleiben gerade und verkürzen sich nur langsam (Fig. 25*e*, Taf. IV).

Die Chromosomen sind an der Umbiegungsstelle an den Spindelfasern befestigt, so dass die freien Enden, wie Farmer schon angegeben hat, radiär nach aussen von der Spindelachse weggerichtet sind. In günstigen Fällen treten diese vier freien Enden sehr deutlich hervor, besonders zur Zeit, wo die Tochterchromosomen

auseinander zu weichen beginnen (Fig. 14, 15, Taf. III). Solche Bilder konnte ich in allen untersuchten Species beobachten. Das Bild wird aber oft in diesem Stadium und mehr noch in einem früheren, durch die schon erwähnten Drehungen der Chromosomen etwas undeutlicher gemacht. Diese Erscheinung stellt sich bei *L. candidum* und *L. Martagon,* die verhältnissmässig lange Chromosomen besitzen, besonders häufig ein, während bei *L. umbellatum* und *Fritillaria persica* mit kürzeren Chromosomen eine Drehung nicht so häufig erfolgt. Wenn die Spindel fertig ist (Fig. 13, Taf. III), kann man nur selten die vier freien Enden an den Chromosomenpaaren unterscheiden.

Sobald die Schwesterchromosomen in der Metakinese ein wenig auseinander gezogen sind, bietet jedes eine V-förmige Figur dar; die beiden Schenkel der V besitzen oft einen welligen Umriss, welcher mehr durch die Drehung der Chromosomen um ihre Achse, als durch ihren klumpigen Bau veranlasst ist (Fig. 15, Taf. III; Fig. 16, Taf. IV).

Wie von verschiedenen Forschern schon beschrieben wurde, erfahren die Chromosomen, nachdem sie zur Aequatorialplatte sich angeordnet haben, mannigfache Formveränderungen (Fig. 25*b*, *c*, *d*, *e*, *f*, *g*, Taf. IV). Die Fig. 25*b*, Taf. IV zeigt beispielsweise ein Y-förmiges Chromosom. Die divergirenden Schenkel des Y sind die freien Enden der zusammengeklappten Chromosomen. In den Schenkeln des Y ist die Längsspaltung nicht deutlich zu erkennen. Auch trifft man solche Chromosomen wie in Fig. 25*c*, *d*, *e*, Taf. IV, die in der dort abgebildeten Weise an den Spindelfasern sich befestigt zeigen. Meist sind sie an den Befestigungsstellen alsdann gekrümmt; doch können sie auch gerade sein (Fig. 25*e*, Taf. IV). Sind sie in der Nähe eines ihrer Enden befestigt, so haben wir ein Bild, wie es Miss Sargant in Fig. 48*a* abbildete, vor Augen. Solche Bilder werden von Chromosomen geliefert, in denen das Zusammenlegen ausblieb, und welche gedrehte Ellipsen oder Hufeisen bilden. An dem einen Ende sind die Tochtersegmente dann scheinbar verlöthet, und das Chromosom stellt das Bild eines ziemlich langen, zusammengebogenen und um sich selbst gedrehten Stabes dar. In Fig. 25*f*, *g*, Taf. IV liegt möglicherweise ein hufeisenförmiges Chromosom vor, das mit den freien Enden an den Spindelfasern ansetzt; da man aber die Linie der Längsspaltung nicht sehen kann, so ist der wirkliche Bau und auch die Form der sich später trennenden Tochtersegmente sehr schwer zu erkennen. Die Möglichkeit bleibt in solchen Fällen nicht ausgeschlossen, es habe das Chromosom an den Biegungsstellen

gedreht sein, wodurch der wirkliche Bau der Chromosomen n
undeutlicher wird.

Um ihr wirkliches Verhalten kennen zu lernen, muss man
Entwickelung der Chromosomen Schritt für Schritt vom Knäuel
bis zur Spindel verfolgen.

Auf die Entwickelung des Chromatinknäuels haben wir sch
hingewiesen. Jedes der Chromosome, in welche der Knäuel du
Quertheilung zerlegt wird, besteht aus zwei durch die vorher
Längsspaltung gebildeten Tochtersegmenten. Die Tochtersegme
können so dicht aneinander liegen, dass die Längsspaltung vollstän
verborgen erscheint, wie es bei *Helleborus* sehr oft der Fall i
in günstigen Fällen sind aber die beiden Schwestersegmente lei
unterscheidbar, so fast immer bei *Podophyllum*. Oft bilden sie h
eisenförmige Gebilde, Ellipsen oder Ringe, besonders bei *Podophyllu*
bei *Lilium* sind solche Bilder hingegen Ausnahmeerscheinungen.
allen den angeführten Objecten erscheinen die Segmente fast imm
umeinander gedreht (Fig. 29, Taf. IV; Fig. 55, Taf. V).

Bei den Lilien ist es Regel, dass die Chromosomen hiera
zusammenklappen, und zwar in der Weise, dass die gegenüb
liegenden Enden in Berührung gebracht werden (Fig. 25 *a*, Taf. I
wobei sie sich gleichzeitig verkürzen. In vielen Fällen findet
Zusammenlegen verhältnissmässig schnell statt, so dass viele Ch
somen schon fertig U-förmig gebogen sind, wenn sie au
Knäuel hervortreten. Wenn sie alsdann an der Kernw
liegen, sehen sie wie dicke zusammengebogene Stäbe
diesem Stadium ist die Biegungsstelle sehr leicht erke
anderen jedoch ist meist nichts von der Längsspaltung
Zusammenklappen zu sehen. Es giebt auch Zustä
Chromosomen an der Umbiegungsstelle durchbrochen
Folge dessen man ein Bild von zwei nebeneinander
chen vor Augen hat. Sehr oft erleiden die zusa
Glieder eine Drehung um sich selbst. Bei den L
sagt, das Zusammenklappen Regel, aber es komm
nahmen vor. Einige Chromosome bleiben gerade
sich nur langsam (Fig. 25 *e*, Taf. IV).

Die Chromosomen sind an der Umbiegungsstell
fasern befestigt, so dass die freien Enden, wie F
gegeben hat, radiär nach aussen von der Spindel
sind. In günstigen Fällen treten diese vier
deutlich hervor, besonders zur Zeit, wo die

eine Continuitätsunterbrechung erfahren, während seine freien Enden im Zusammenhange blieben. Wäre ein solches Chromosom an den freien Enden befestigt, so würden seine auseinanderweichenden V-förmigen Tochterchromosomen ihre concaven Seiten gegen die Pole kehren. Eine solche Orientirung habe ich nie beobachtet. In allen Fällen kehren die Chromosomen die Winkel nach den Polen.

Wie schon erwähnt wurde, setzen die Spindelfasern an die Biegungsstelle der Chromosomen an, und wenn die Tochtersegmente dann auseinander gezogen werden, trennen sie sich in der Ebene der Längsspaltung, während gleichzeitig ihre freien, durch das Zusammenklappen in Apposition zuvor gebrachten Enden etwas auseinander weichen. So kommt die V-förmige Gestalt der Tochterchromosomen zu Stande. Es ist höchst wahrscheinlich, dass in den Fällen, wie sie in Fig. 25*c*, *d* und *e*, Taf. IV dargestellt sind, die Tochterchromosomen die Form solcher V bei ihrer Trennung durch die Zugfasern angenommen hätten. Unter den in der Aequatorialplatte angeordneten Chromosomen findet man mannigfache Abweichungen und Eigenthümlichkeiten, aber die geschilderten Formen sind die gewöhnlich vorkommenden.

Der in Fig. 13, Taf. III dargestellte Spindelzustand muss verhältnissmässig lange dauern, weil er am häufigsten angetroffen wird, dagegen findet man Bilder, wie die in Fig. 14 und 15, Taf. III dargestellten, ziemlich selten.

Bei *Podophyllum* sind die Chromosomen, so bald sie aus dem Knäuel hervortreten, gross und dick und ihre Zusammensetzung aus Tochtersegmenten leicht erkennbar (Fig. 29, Taf. IV). Die Chromosomen bilden entweder Ringe oder Ellipsen[1]); mitunter sind sie auch zusammengeklappt, aber die Ringe und Ellipsen herrschen vor. Die Ringe und Ellipsen kommen dadurch zu Stande, dass die gegenüberliegenden Enden der Tochtersegmente verschmelzen, während ihre mittleren Theile etwas auseinander treten. Der Regel nach bilden sich Klumpen oder Anschwellungen an den verlötheten Stellen. Bald sieht man dort einen, bald zwei solche Klumpen (Fig. 35, 37, Taf. V). Die Spindelfasern sind in der Mitte, an den zwischen den Klumpen liegenden Theilen des Ringes befestigt, hingegen nie an den Klumpen selbst (Fig. 37, 40 *a*, *b*, *c*, Taf. V). Es ist oft schwer zu unterscheiden, ob die Chromosomen, die wir in der Kernplatte sehen, nicht Ellipsen oder Ringe sind, welche sich so con-

1) Im Sinne Flemming's, Archiv f. mikr. Anat., Bd. 29.

trahirt haben, dass der umschlossene Raum verschwunden ist, oder ob sie nur zusammengeklappte Chromosomen sind, deren Segmente bereits begonnen haben auseinander zu weichen (Fig. 36, Taf. V).

Bei der Trennung der Tochterchromosomen wird gelegentlich ein Ende zuerst losgetrennt und wir haben dann ein Bild wie Fig. 38, Taf. V vor Augen. Die auseinander weichenden Tochterchromosomen sind entweder V-förmig, oder nur wenig gekrümmte, dicke Stäbe ohne spitzen Winkel (Fig. 38, 39, Taf. V). In Fig. 41, Taf. V sehen wir sowohl ein ellipsoidisches, als auch ein zusammengeklapptes Chromosom.

Bei *Helleborus* ist das Verhalten der Chromosomen dem von *Podophyllum* ähnlich, nur dass diese Gattung nicht so günstiges Material darbietet, um die Entwickelung vom Knäuelstadium an zu verfolgen. In günstigen Fällen kann man die Tochtersegmente, wenn sie die gewöhnliche Drehung zeigen, leicht unterscheiden (Fig. 55, Taf. V). Oft sind sie augenscheinlich verschmolzen und jedes Chromosom sieht wie ein einziger Stab aus. Wenn sie aber an der Kernwandung, kurz vor dem Verschwinden letzterer, liegen, so zeigen sie sich als dicke, mehr oder weniger gebogene Klumpen, die miteinander durch zarte Fäden in Verbindung stehen. Ihre Entwickelungsgeschichte beweist, dass wir es hier auch mit ringförmigen oder zusammengeklappten Chromosomen zu thun haben, deren wirklicher Bau durch Verkürzen und Verschmelzung der Schenkel undeutlich gemacht wurde (Fig. 55—57, Taf. V). In der Aequatorialplatte liegend, erscheinen sie bald als unregelmässige Klumpen, bald als Ringe; die meisten aber besitzen die in Fig. 61*a*, Taf. V, abgebildete Form, dieselbe, die man bei *Podophyllum* sieht (Fig. 36, Taf. V). Die auseinander weichenden Tochterchromosomen sind im Allgemeinen kurze, dicke, V- oder stäbchenförmige Körper (Fig. 60—62, Taf. V).

In der Kernplatte bilden die 16 Chromosomen von *Helleborus* eine Scheibe, in der die einzelnen Chromosomen keine bestimmte Anordnung zeigen (Fig. 60*a*, Taf. V). Bei den Lilien ist die Orientirung eine regelmässigere, doch strahlen nicht alle Chromosomen senkrecht zur Spindelachse aus, vielmehr liegen einige in dem kreisförmigen Raum, welchen die radiär angeordneten Chromosomen umschliessen, unregelmässig vertheilt. In den Pollenmutterzellen von *Podophyllum* zählt man meistens acht Chromosomen. In einigen Fällen wurden nur sechs beobachtet; ob das Messer zwei ausgestossen

hatte, war nicht zu entscheiden. In den vegetativen Zellen und den Urmutterzellen des Pollens ist die doppelte Zahl vorhanden. Bei *Helleborus* liegen die Chromosomen so dicht nebeneinander, dass ihre genaue Zahl oft nicht angegeben werden kann.

Betreffs der Tapetenzellen will ich hier eine Eigenthümlichkeit erwähnen. Bei *Podophyllum* beobachtet man, besonders, wenn die Pollenmutterzellen sich theilen, fast immer auch sich theilende Kerne in einzelnen Tapetenzellen. Die karyokinetischen Figuren in letzteren waren oft eigenthümlich und die Chromosomenzahl veränderlich, aber die Chromosomen selbst besassen die Form, welche ihnen in vegetativen Zellen zukommt. Oft enthielt eine einzige Zelle zwei oder drei, selbst noch mehr Kerne, die sich gleichzeitig theilen konnten. Dann kamen sehr eigenthümliche und unregelmässige Theilungsfiguren zum Vorschein.

Was die Bewegung der Chromosomen nach den Polen anbetrifft, so stimmt meine Auffassung des Vorgangs zu der Angabe, dass sie durch die sogenannten Zugfasern dahin gezogen werden. Für diese Auffassung glaube ich weitere Beweise liefern zu können. In Theilungsfiguren, welche die Tochterchromosomen eben getrennt zeigen, findet man neben den von Pol zu Pol laufenden Spindelfasern auch verhältnissmässig grosse Bündel von Fasern, welche direct an die Chromosomen ansetzen (Fig. 15, Taf. III; Fig. 16, Taf. IV). Diese Faserbündel treten in allen betreffenden Species mit schöner Deutlichkeit vor, und können doch wohl nur den Zweck haben, die Chromosomen nach den Polen zu befördern.

Nicht selten sieht man einzelne sehr lang gestreckte Chromosomen (Fig. 26, Taf. IV), die selbst von einem Tochterkern zum anderen reichen können. Ein solches Chromosom kann in seiner Lage noch verharren, nachdem die Zellplatte erschienen ist. Ob dasselbe durch die Spindelfasern auf solche Weise ausgezogen wurde oder ob es sich selbst streckte, mag dahingestellt bleiben.

Sobald die Tochterchromosomen sich den Polen nähern, rücken sie dicht aneinander, und kurz nachher verliert jedes seine Selbstständigkeit. Die Schenkel des V verschmelzen miteinander, um den Tochterknäuel, das Spirem, zu bilden (Fig. 17, 19, 20, Taf. IV). Die nach der Peripherie der Zelle aequatorialwärts gerichteten, divergirenden Kinoplasmafäden bleiben erhalten. Die durchlaufenden Spindelfasern, jetzt Verbindungsfäden, bilden einen in der Mitte vorgewölbten und nach den Polen zu sich verjüngenden Cylinder (Fig. 19, 20,

Taf. IV). Dies kommt ziemlich constant allen Species zu. Bei *Podophyllum* strahlen, wenn die Chromosomen die Pole erreichen, viele Kinoplasmafasern von denselben nach allen Richtungen aus; Verbindungsfäden giebt es da verhältnissmässig wenige (Fig. 42, Taf. V). Polansichten bieten hier ein ähnliches Bild wie Seitenansichten dar, nur dass die Verbindungsfäden nicht zu sehen sind. Die ausstrahlenden Fasern brauchen nicht immer so häufig und das Bild so auffallend wie in Fig. 42, Taf. V zu sein, aber die Art und Weise der Anordnung der Fasern kehrte stets wieder.

Wie so viele Strahlungen zu Stande kommen und was sie bedeuten, lässt sich schwer angeben. Es scheint, dass einige der zuvor durchlaufenden Fasern sich in der Mitte trennen können, manche Strahlen von den Zugfäden abstammen.

Bei *Lilium* sind ähnliche Erscheinungen zu beobachten, doch nicht so ausgeprägt, und da die Pole oder Tochterkernanlagen nahe an der Zellwand liegen, so divergiren sämmtliche Fasern nur äquatorialwärts nach der Peripherie der Zelle.

Bei *Podophyllum* und *Helleborus* sind die Tochterknäuel wahrscheinlich in derselben Weise, wie bei *Lilium* zusammengesetzt, jedoch lassen sich die Einzelheiten nicht so deutlich verfolgen. Die Tochterchromosomen rücken so dicht aneinander, dass ihre Unterscheidung vollkommen unmöglich wird. So bald aber der Knäuel lockerer geworden ist, wobei eine Vacuole oder Kernhöhle zu Stande kommt, sieht man, dass die Knäuelwindungen miteinander durch zarte Fäden oder Brücken in Verbindung stehen. Das Spirem bietet dann, von oben gesehen, ein Gitterwerk von grösseren und kleineren Balken dar. Ein dünner Schnitt durch einen solchen Knäuel zeigt gebogene Chromatinstücke, die durch dickere und dünnere Brücken verbunden sind (Fig. 43, Taf. V).

Dann tritt eine Kernwandung auf; die Strahlungen um den Kern vermindern sich allmählich, während die Verbindungsfäden weiter an Masse zunehmen (Fig. 43 und 44, Taf. V). Es scheint, dass die Kernwandung aus den strahlenden Kinoplasmafasern gebildet ist. Kernkörperchen treten in dem Kern hervor, und zwar zunächst immer in engerem Zusammenhang mit dem Chromatin.

Nachdem die erste Theilung vollendet ist, enthält der Tochterkern einen vollkommenen Chromatinknäuel, dessen Faden meistens der Kernwandung entlang läuft, ein oder mehrere Kernkörperchen und untingirbaren Kernsaft zwischen seinen Windungen einschliessend

(Fig. 46, Taf. V). Die Verbindungsfäden verschwinden und körniges Plasma dringt zwischen die Tochterkerne. Bei *Helleborus* sieht man in einigen Fällen, besonders wenn die Tochterkerne etwas zusammengerückt sind, Strahlungen an ihrer Polseite (Fig. 63, Taf. V). Diese Erscheinung wurde nur in einer Anthere beobachtet, und ihre Bedeutung will ich hier nicht erörtern. Vielleicht kommt sie nur selten zur Ausbildung.

Bei *Podophyllum*, *Helleborus* und *Pinus* wird keine Zellwand erzeugt, aber es verräth sich die Tendenz zur Zellplattenbildung darin, dass die Verbindungsfäden sich an der Stelle verdicken, wo eine Zellwand erscheinen könnte. Bei *Lilium* dagegen folgt, wie schon bekannt, auf die Kerntheilung auch eine Zelltheilung. In der Aequatorialebene des Verbindungsfadencylinders bemerkt man zunächst eine auffallende Verdickung der Fäden (Fig. 20, Taf. IV). Bald erscheint eine mittlere Platte, die eine zur Längsachse der Spindel senkrecht stehende, kreisrunde Scheibe darstellt. Diese Zellplattenscheibe wächst gleichmässig an ihren Rändern nach der Zellmembran zu fort; gleichzeitig wölben sich die Verbindungsfasern seitlich vor, bis sie und die wachsende Zellplatte mit der Zellmembran in Berührung kommen. Die peripherischen Fäden des jetzt tonnenförmigen Verbindungsfadencomplexes scheinen im Aequator auffallend verdickt zu sein (Fig. 22, Taf. IV), so dass wir es dort wahrscheinlich mit einer grossen Menge dicht nebeneinander laufender Fasern zu thun haben.

Während der Hervorwölbung der Verbindungsfäden wird die Längsachse der Tonne verkürzt, und die Tochterkernanlagen kommen endlich fast in die Mitte der beiden Tochterzellen zu liegen. Es unterliegt, wie es mir scheint, keinem Zweifel, dass die Verbindungsfäden in directer Beziehung zu der Zellplattenbildung stehen, doch in welcher Weise, bleibe dahingestellt.

Die Zellplatte tritt zuerst wie eine homogene Linie hervor, welche im Allgemeinen nur wenig Gentianaviolett aufspeichert. Aus den vorliegenden Ergebnissen der Untersuchungen über diesen Punkt bin ich zur Ueberzeugung gekommen, dass die Zellplatte (Fig. 22, Taf. IV) sich in zwei Hautschichten spaltet, zwischen denen die Zellwand gebildet wird. Wenn das Zellplasma in diesem Stadium etwas schrumpft, lässt es um jede Zellmasse, so scheint es, eine Hautschicht erkennen, bevor eine Spur von Zellwand vorhanden ist. Diese Erscheinung tritt nach der Theilung der Tochterzellen am deutlichsten hervor, wenn deren vier Plasmamassen unter dem Einfluss der

Reagentien etwas geschrumpft sind. Auf einem späteren Entwickelungszustand werden die Tochterzellen von einer bestimmt begrenzten Wandung umgeben, die entweder farblos sein oder eine blassblaue Farbe zeigen kann, wenn in den anderen Zellbestandtheilen die richtige Färbungsdifferenzirung erzielt worden ist (Fig. 23, Taf. IV).

Solange die Tochterkernanlage noch keine Kernwandung besitzt, hat der Chromatinknäuel die Form einer kreisförmigen Scheibe, von deren Rande eine Zone von Kinoplasmafäden nach der äquatorialen Kante der Zelle ausstrahlt. Im optischen Längsschnitt bildet diese Zone rechts und links gleichsam Faserbündel, deren Elemente gleichmässig in der genannten Richtung divergiren, um dort die concave, gewölbte Zellmembran an verschiedenen Punkten zu erreichen (Fig. 23, Taf. IV). Andere zarte Fäden laufen von dem Knäuel auch in anderen Richtungen gegen die Zellmembran hin.

Sobald die Kernwandung zum Vorschein kommt, vertheilen sich die strahlenden Fäden gleichmässiger um den Kern. Wenn die erste Zelltheilung dann vollendet ist, bietet der Tochterkern dasselbe Bild, wie wir es bei *Podophyllum* gesehen haben, nur dass sich hier eine Polseite und Gegenpolseite leichter unterscheiden lässt.

Wie schon oft angegeben worden ist, treten die Tochterkerne nicht in jenen Ruhezustand ein, der sich durch ein feines Lininnetzwerk kennzeichnet. — Ihre Spindel bilden sie weiterhin annähernd in derselben Weise wie im Mutterkerne. Es werden aber weniger Pole an dieser Spindel angelegt, und die Gestalt der vielpoligen Anlage hängt mehr von der Gestalt der sie umschliessenden Zelle ab.

In *Podophyllum* tritt nach dem Verschwinden der Verbindungsfäden zwischen den Tochterkernen eine sehr deutlich bemerkbare Strahlung um letztere auf. Jeder Tochterkern selbst nimmt etwas an Grösse zu, und sein Chromatinknäuel nähert sich seiner Wandung (Fig. 45, 46, Taf. V). Eine Längsspaltung des Fadens im Knäuel ist hierbei nicht zu sehen. Zur Zeit, wo die Chromosomen sich zur Aequatorialplatte anordnen, besteht jedes aus zwei Hälften, welche aneinander liegen (Fig. 47, 48, 64, Taf. V). Bei *Helleborus* und *Podophyllum* zeigt jedes Chromosom eine U-förmige Gestalt. Der eine Schenkel des U kann länger als der andere sein. Diese Chromosomen werden gewöhnlich an ihrer Umbiegungsstelle an den Spindelfasern befestigt. Bei den Lilien sind sie nur wenig gebogen (Fig. 24a,

Taf. IV), in vielen Fällen fast gerade, und entweder an ihrem Ende oder an der Umbiegungsstelle an den Spindelfasern inserirt.

Aus einer Betrachtung der Chromosomen nur im Spindelstadium müsste man ohne Weiteres schliessen, dass dieselben sich der Länge nach gespalten hätten. Thatsächlich ist aber das Verhalten der Chromosomen bei der zweiten Theilung ein ganz anderes wie bei der ersten, und die Beobachtung lehrt, dass jedes Chromosom, welches in der Aequatorialplatte zu liegen kommt, nicht aus zwei Hälften eines der Länge nach gespaltenen Chomosomes, vielmehr aus den beiden Hälften eines Chromosomes, die nur aneinander liegen, besteht. Die Schwierigkeit der Untersuchung ist hier so gross, dass ich übrigens lange in meinem Urtheil schwankte.

Die Spindelfasern beginnen in die Kernhöhle einzudringen, wahrscheinlich bevor der Knäuel in die Chromosomen zerlegt ist. Die Lage der Chromosomen erscheint dann recht verworren. Bei *Podophyllum* besitzen sie in dem multipolaren Spindelstadium ∽- oder W-förmige Gestalten, letztere mit abgerundeten Winkeln. Eine Längsspaltung ist in denselben niemals zu sehen. Solche Chromosomen brauchen sich nur zusammen zu legen und in dem mittleren Winkel des W durchzubrechen, damit die in den Fig. 47, 48, Taf. V dargestellten Bilder entstehen.

Bei *Lilium* braucht, wenn die Chromosomen in der Aequatorialplatte angeordnet sind, die Durchbrechung an der Umbiegungsstelle nicht immer schon erfolgt zu sein (Fig. 24*b*, Taf. IV). Aller Wahrscheinlichkeit nach wird die erste Quertheilung den Umbiegungsstellen des Knäuels entsprechend an der Gegenpolseite vollzogen, und die langen Schenkel jeder Schleife legen sich dann aneinander. Vergleicht man den Zustand der Fig. 24, Taf. IV mit demjenigen der Fig. 24*b*, Taf. IV, so ist es leicht zu verstehen, wie solche Bilder zu Stande kommen. In den meisten Fällen sind bei *Lilium* die Chromosomen im Spindelstadium an beiden Enden getrennt (Fig. 24a, Taf. IV) und laufen entweder parallel oder bilden verschiedene Winkel miteinander, so dass man ebenfalls verführt werden könnte, an eine Längsspaltung zu denken. Sind die Thatsachen hier richtig gedeutet worden, so haben wir es bei dem zweiten Theilungsschritt in den Pollenmutterzellen mit einer Reductionstheilung zu thun.

Die vielpolige Spindel ist in der Richtung der Längsachse der Zelle gestreckt, und die vielen Pole des Spindelkörpers sind nach

zwei entgegengesetzten Richtungen hin orientirt, so dass schon jetzt eine gewisse Bipolarität sich geltend macht. Die Pole der fertigen Spindel können entweder zugespitzt sein oder stumpf endigen (Fig. 48, Taf. V).

Die beiden Tochterkerne theilen sich gleichzeitig, wobei ihre Theilungsebenen parallel (Fig. 65, Taf. V), schief oder senkrecht zu einander liegen. Im ersteren Fall werden die Pollenkörner sich in derselben Ebene (Fig. 49, Taf. V) befinden. In den stark verlängerten Zellen von *Podophyllum* kommt diese letztere Orientirung oft vor (Fig. 50, Taf. V). Unter diesen Umständen sind die Verbindungsfäden wie in Fig. 50, Taf. V orientirt. Der Ursprung dieser Verbindungsfädensysteme wird durch Fig. 49, Taf. V klargelegt. Zwischen den Schwesterkernen bleiben die durchlaufenden Spindelfäden erhalten, und von jedem Pol, an welchem die Chromosomen soeben angekommen sind, strahlen Kinoplasmafäden nach allen Richtungen hin aus. Diese in gegenüberliegenden Richtungen von den Enkelkernen ausstrahlenden Fasern vereinigen sich, um die die Enkelkerne verbindenden Fasersysteme zu bilden.

Die Zellplatte wird in der für *Lilium* zuvor beschriebenen Weise angelegt.

Wie schon erwähnt worden ist, sind die bei *Pinus* sich abspielenden Kern- und Zelltheilungsvorgänge dieselben wie bei den Angiospermen. Bei *Pinus Laricio* findet man während der ersten Theilung die in Fig. 3 und 5, Taf. III für *Lilium* geschilderte Anordnung der Kinoplasmafasern neben einigen Modificationen wieder.

Was das Verhalten des Kernkörperchens anbetrifft, so stimmen die hier beobachteten Thatsachen mit den von Strasburger[1]) für *Larix* angegebenen überein. Da aber das Verhalten des Nucleolus bei den verschiedenen Species Verschiedenheiten zeigte, so muss ich auf dasselbe hier näher eingehen.

Das Kernkörperchen schliesst gewöhnlich eine oder mehrere Vacuolen von wechselnder Grösse ein. Oft bevor die Kernwandung verschwunden ist, treten Desorganisationserscheinungen ein, bei welchen das Kernkörperchen in mehrere Körper von verschiedenen Grössen zerlegt wird (Fig. 4—6, Taf. III). Wenn die Kernwandung verschwindet und Kinoplasmafäden in die Kernhöhle eindringen, kommen oft viele Körperchen im Cytoplasma zum Vorschein — auch

1) Strasburger, Karyokinetische Probleme. Jahrb. f. wiss. Botanik, 1895.

bleiben einige in der Kernhöhle —, die sich genau wie die Kernkörperchen färben. Es unterliegt keinem Zweifel, dass dieses die zerfallene Kernkörperchensubstanz darstellt. Dieses Verhalten fällt am meisten bei *L. Martagon* (Fig. 7, Taf. III) auf. Bei *L. candidum* dagegen fehlen diese Körperchen vollkommen oder sind doch nur wenig zahlreich und klein. Auch bei *Podophyllum* und *Helleborus* sind sie in diesem Entwickelungstadium nur ziemlich spärlich vertreten. Von diesem Stadium an bis zum Ende der zweiten Theilung ist keine Regelmässigkeit in dem Verhalten dieser Körperchen (vergl. die Figuren) festzustellen. In verschiedenen Präparaten desselben Stadiums sind sie vorhanden oder sie fehlen. Auch nachdem der Tochterkern mit einer Wandung versehen wurde und in ihm Kernkörperchen zum Vorschein kamen, sind oft noch extranucleare Nucleolen in dem Cytoplasma zu sehen. Dasselbe gilt für die zweite Theilung. Ob die in dem Tochterkern zum Vorschein kommenden Kernkörperchen aus den im Cytoplasma liegenden Körperchen entstehen, lässt sich nicht feststellen. Hingegen wäre hier hervorzuheben, dass die im Kern wieder entstehenden Kernkörperchen stets in Contact mit den Kernfäden sich befinden. Ueber das nähere Verhältniss der Kernkörperchensubstanz zu dem Kinoplasma oder zu den Chromosomen möchte ich mich hier nicht äussern, meine Ansicht geht aber dahin, dass in den Kernkörperchen ein Kraftvorrath gegeben ist, welcher der Zelle nach Bedarf zur Verfügung steht.

Ich war sehr erstaunt, zu finden, dass die Pollenmutterzellen miteinander durch zarte Plasmafäden in Verbindung stehen. Dies ist besonders deutlich zu sehen, sobald die mit neuen Membranen versehenen Pollenmutterzellen sich abgerundet haben und frei in den Urmutterzellen liegen. Die Plasmaverbindungen sind in einigen Fällen ebenso dick wie der Chromatinfaden im Knäuelzustand.

Bei *Helleborus*, wo die Pollenmutterzellen längere Zeit in Verbindung miteinander verharren, bleiben die Plasmaverbindungen bestehen, bis ihre Tochterkerne fertig sind, ja sie können sogar später noch beobachtet werden. Bei *Podophyllum* und *Lilium* verschwinden diese Plasmafäden früher, weil die Pollenmutterzellen bald durch das schnelle Wachsthum der Antheren von einander getrennt werden, und die Urmutterzellwände dann kein einheitliches Gewebe mehr bilden.

In der allerletzten Zeit haben einige Zoologen Mittheilungen über die Structur des Protoplasma veröffentlicht, in denen die

Wabentheorie unbeschränkt vertreten wird. Die Ansicht dieser Forscher scheint dahin zu gehen, dass das Plasma bei allen lebendigen Organismen, und unter allen Umständen nur aus Waben besteht, welche gestreckt und gedehnt werden können und so die Gestalten der einzelnen Zellelemente annehmen.

Auf einige Monokotylen und auf *Larix europaea* hinweisend, giebt v. Erlanger[1]) im Gegensatz zu Strasburger an, dass das Plasma eine schöne wabige Structur dort besitzte, ohne aber, wie mir scheint, bindende Beweise dafür beizubringen.

Was die von mir untersuchten Pflanzen anbetrifft, so kann ich nur die Ansicht Strasburger's[2]) bestätigen. Bei allen in Frage stehenden Species tritt in richtig tingirten Präparaten eine schöne fibrilläre oder netzartige Structur hervor.

Den Pflanzen kommen aber beide Plasmastructuren zu. Bei *Sphacelaria* und ähnlichen Algen findet man einen schönen Wabenbau; dass wir andererseits bei höheren Pflanzen, wie *Podophyllum, Helleborus* etc., eben so schöne netzartige oder fibrilläre Structuren vor uns haben, kann nicht geleugnet werden. Unter den Dikotylen giebt es, soweit unsere Kenntniss reicht, kein günstigeres Object für den letzteren Bau, als die Pollenmutterzellen von *Podophyllum* und die Urmutterzelle des Embryosacks von *Helleborus*.

Mir scheint die Vorstellung, dass die Spindelfasern ein gestrecktes Netzwerk sind, besser begründet zu sein als die Annahme, sie seien Wabenzüge, welche durch die Einwirkung der Centrosomen eine besondere Anordnung angenommen hätten. Für Pflanzen lässt sich unmöglich annehmen, dass „das Chromatin dabei in besondere Stränge von Linin eingelagert sei, welche aus hintereinander gereihten Waben gebildet werden“, denn in dem Liningerüst des ruhenden Kerns lässt sich schlechterdings ein Wabenbau nicht beobachten, sondern ein Netzwerk. Bei der grossen Anzahl von Fällen aber, in welchen eine netzartige Structur nicht geleugnet werden kann, ist eine auf die Wabenbautheorie allein gestützte Erklärung einfach ein gezwungener Versuch, die beobachteten Thatsachen einer bestimmten Theorie anzupassen.

---

1) v. Erlanger, Neuere Ansichten über die Structur des Protoplasmas etc. Zool. Centralblatt, III. Jahrg., No. 89, 1896.

2) Karyokinetische Probleme.

Die Reduction der Chromosomenzahl ist ein Problem, das seiner grossen theoretischen Wichtigkeit wegen in der allerletzten Zeit viel erörtert worden ist, und bei der Thätigkeit, die sich auf dem Gebiete der Kern- und Zelltheilungen jetzt entwickelt, werden die Controversen über diese Frage eine Zeit lang noch lebhaft fortdauern.

Wie bekannt, existiren zwei Theorien. Die von den meisten Autoren angenommene Ansicht geht dahin, dass die Reduction der Chromosomenzahl in dem ruhenden Kern stattfindet, und die andere, dass eine Reduction im Sinne Weismann's existirt, das heisst, „eine Kerntheilung, durch welche die Zahl der Ide, welche im ruhenden Kern vorhanden war, für die Tochterkerne auf die Hälfte herabgesetzt wird".

Diese Weismann'sche Theorie ist neuerlich unter den Zoologen von v. Rath, Rückert, Haecker und anderen vertheidigt worden. Bei der Schilderung der Entwickelungsstadien der Samenmutterzellen von *Gryllotalpa vulgaris*, zur Zeit der Quertheilung des lockeren Spirems, giebt v. Rath[1]) an: „Während aber früher bei den Ursamenzellen durch Quertheilung des Doppelfadens stets zwölf Segmente hervorgingen (l. c., Fig. 13*b*), wird der Doppelfaden jetzt nur an sechs Stellen der Quere nach durchgeschnürt; es kann folglich jeder der jetzt entstehenden Abschnitte zwei Segmenten homolog gesetzt werden. Die Fadenabschnitte verkürzen sich und die Schwesterfäden jedes Doppelsegmentes verlöthen an ihren freien Enden miteinander (l. c., Fig. 13*d*), und so entstehen im Kern sechs Chromatinringe, von denen jeder vier Fadenstücken oder vier Chromosomen homolog ist." „Dieses Stadium (l. c., Fig. 13*d*), welches, wie wir nachher noch sehen werden, von grosser Wichtigkeit ist, hat nur kurze Dauer und kommt relativ selten zur Anschauung. Viel häufiger sieht man das nächstfolgende Stadium, in welchem sich aus jedem Ring vier sternchenförmige, durch Linin miteinander verbundene Chromosomen herausdifferenzirt haben (l. c., Fig. 14 u. 15). Wir sehen so 6 Gruppen von je 4 Chromosomen oder 24 Einzelchromosomen." „Die Zahl der Chromosomen ist folglich vor der ersten Theilung der Reifeperiode, aber nach der Ruheperiode (Periode II), von 12 auf 24 verdoppelt." „Durch die beiden (folgenden) Theilungen entstehen so aus jeder der sechs Gruppen von vier

1) v. Rath, Zur Kenntniss der Spermatogenese von *Gryllotalpa vulgaris* Latr. Archiv f. wiss. Anatomie, Bd. 40, p. 102 ff., 1892.

Chromosomen vier Spermatozoen, deren jedes sechs Chromosomen und zwar je ein Chromosom aus jeder Gruppe erhält. Der Verlauf der beiden Theilungen ist folgender: Anstatt, dass sich die 24 Chromosomen sämmtlich in der Aequatorialebene der Spindel aufstellen, ordnen sich die 24 Chromosomen (die jetzt völlig rund erscheinen) in zwei parallelen Kränzen von je 12 Chromosomen an, sie stellen sich „zweireihig" auf (l. c., Fig. 16 und 19), und es wandern jetzt nach jedem Pol 12 ungetheilte Chromosomen, somit erhält jede Tochterzelle 12 Chromosomen, von denen auch wieder zwei und zwei einander genähert sind, ohne aber durch Chromatin miteinander verbunden zu sein (l. c., Fig. 17). Es stellen sich also bei der Spindelbildung jeweils die im Viereck angeordneten Chromosomen so in der Aequatorialebene auf, dass diese durch die Hälfte des Vierecks geht und dasselbe einer Seite parallel in zwei Hälften theilt. Hiermit ist die erste Reductionstheilung vollzogen und die typische Zahl 12 (die auf 24 verdoppelt war) wieder hergestellt. Bei der gleich auf die erste Theilung mit Ueberspringen des bläschenförmigen Ruhezustandes des Kerns erfolgenden zweiten Theilung (l. c., Fig. 22 bis 25), die, wie gewöhnlich, senkrecht auf die erste stattfindet, werden auch jeweils die zwei zu einander gehörenden Chromosomen (Paarlinge) getrennt und jede der vier Enkelzellen (l. c., Fig. 25) hat jetzt sechs Chromosomen, womit die zweite Reductionstheilung vollzogen ist. „Zwischen den beiden sofort aufeinander erfolgenden Theilungen gehen die beiden Tochterzellen, nicht wie gewöhnlich, ein Ruhestadium ein, womit zusammenhängt, dass die zweite Theilung ohne die gewöhnten Vorbereitungen (Knäuelbildung und Fadenspaltung) stattfindet."

v. Rath[1]) hat für *Salamandra maculosa* denselben Entwickelungsgang angegeben, doch behauptet, dass die Vierergruppen dort nicht in ganz derselben Weise entstehen.

Haecker[2]) giebt eine Reductionstheilung auch für *Canthocampus* an, und obgleich er die Vierengruppen in einer noch wiederum etwas anderen Weise entstehen lässt, so ist doch der Enderfolg derselbe.

Wenn diese Annahme einer Reductionstheilung richtig ist, und wir dieselbe auch auf die Pollenmutterzellen anwenden, so

---

1) v. Rath, Beiträge zur Kenntniss der Spermatogenese von *Salamandra maculosa*. Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. 57, 1893.

2) Haecker, Die Vorstadien der Eireifung. Archiv f. mikr. Anat., 1895.

müsste bei letzteren jedes ringförmige Element (das der Fig. 13*b* v. Rath's entspricht), wie es in der Kernplatte bei der ersten Theilung der Pollenmutterzellen von *Podophyllum* zur Anschauung kommt, und so auch jedes entsprechende Kernplattenelement bei den Lilien u. s. w., nicht zwei Tochterchromosomen, sondern vier darstellen. Jedes auseinander weichende V-förmige Chromosom der Lilien würde dann zwei Chromosomen entsprechen, welche an dem Winkel verbunden sind, und jeder in meiner Fig. 15, Taf. III abgebildete rhombusartige Körper wäre eine Vierergruppe. Eine Durchführung dieser Homologie würde dann weiter für *Podophyllum* verlangen, dass bei der Theilung der Tochterkerne eine Quertheilung jedes Halbringes erfolge und das bei *Lilium* die zwei Schenkel jedes V sich nur an dem Winkel von einander trennen. Aus den vorliegenden Untersuchungen lässt sich schliessen, dass in den Pollenmutterzellen bei den Pflanzen ein ähnlicher Vorgang wirklich stattfindet, aber der Beweis für denselben ist nicht so überzeugend erbracht. Erstens: Bei der Entwickelung der ringförmigen und zusammengeklappten Chromosomen, die sich bei der ersten Theilung in den drei Gattungen vorfanden, war gar keine Spur von einer Vierergruppe zu erkennen. So weit wir sehen konnten, bestand jedes Chromosom aus zwei gleichartigen Segmenten, mochten sie Ringe bilden oder zusammengeklappt gewesen sein. Zweitens: In dem Tochterkern bildeten die Chromosomen ein Spirem, in welchem die Selbstständigkeit der einzelnen Chromosomen nicht mehr nachweisbar war.

Man könnte aus diesen Thatsachen Gründe gegen die Annahme einer Reductionstheilung schöpfen. Die mit den Reductionstheilungen im Thierreich bestehende Aehnlichkeit spricht aber für eine Annahme derselben. Es müsste denn sein, dass ich mich in der Angabe täusche, dass eine Längsspaltung beim zweiten Theilungsschritt nicht erfolgt. Fände eine solche Längsspaltung statt, so würde dieser zweite Theilungsschritt sich von einem gewöhnlichen Theilungsvorgange nicht unterscheiden.

Figuren-Erklärung.

Fig. 1, 2, 6, 7, 10, 13—23, 24*a*, *b*, 25*b*, *c*, *d*, *e*, *f*, *g*, 26 beziehen sich auf Pollenmutterzellen von *Lilium Martagon;* Fig. 3, 4, 5, 8, 9, 11, 12, 25*a* von *L. candidum;* Fig. 24 von *Fritillaria persica;* Fig. 27—50 von *Podophyllum peltatum*; Fig. 51 bis 65 von *Helleborus foetidus.*

Sie sind nach 5—7,5 μ dicken Schnitten, mit Hilfe der Abbé'schen Camera lucida, unter Anwendung der Leitz'schen homogenen Immersion $\frac{1}{16}$ und der Oculare 3 und 4 gezeichnet.

Chromosmiumessigsäure-Präparate und Safranin-Gentianaviolett-Orange-Färbung.

Tafel III.

Fig. 1 und 2. Kerne, in welchen Lininfäden und Chromatinscheiben der Länge nach gespalten sind. Fig. 2 ein etwas späteres Stadium wie Fig. 1.

Fig. 3. Die Chromosomen sind an der Kernwandung vertheilt. Die Kinoplasmafäden haben meistens eine radiäre Orientirung; *n* Kernkörperchen.

Fig. 4. Ein späteres Stadium wie Fig. 3. Die Kinoplasmafäden beginnen Pole und einen Filz um den Kern herum zu bilden. Das Kernkörperchen ist in mehrere kleinere Körper zerlegt.

Fig. 5. Fast dasselbe Entwickelungsstadium wie Fig. 3. Einige Kinoplasmafäden sind radiär angeordnet; andere bilden einen parallel mit dem Kern laufenden Filz, welcher eine mittlere Lage zwischen Kern und Zellwand einnimmt.

Fig. 6. Die wie in Fig. 5 orientirten Kinoplasmafäden beginnen sich dem Kern zu nähern und Pole zu bilden.

Fig. 7. Die Kernwandung ist durch den Filz ersetzt. Kinoplasmafäden dringen in die Kernhöhle ein und befestigen sich an den Chromosomen. Ein Pol ist anscheinend vorhanden. Das Kernkörperchen scheint in viele kleinere Körper zerlegt zu sein, die theils in der Kernhöhle, theils im Cytoplasma liegen.

Fig. 8 und 9. Zwei aufeinander folgende Schnitte aus derselben Zelle. Die Kinoplasmafäden haben einen vielpoligen Complex gebildet, welcher die Kernhöhle umfasst, in die viele Kinoplasmafäden eingedrungen sind.

Fig. 10. Die Kernhöhle als solche ist verschwunden, und die Kinoplasmafäden bilden eine multipolare Spindel.

Fig. 11. Eine vielpolige Spindel. An jedem Chromosom ist ein Bündel von Spindelfasern befestigt.

Fig. 12. Eine zweipolige, aber noch nicht fertige Spindel. Die Chromosomen beginnen sich zur Aequatorialplatte anzuordnen. Die nicht eingezogenen Pole rücken aneinander, um zwei gegenüberliegende Pole zu bilden.

Fig. 13. Eine fertige Spindel, in der drei Chromosomen zu sehen sind. Ein Chromosom ist durch das Mikrotommesser ausgestossen, aber die zwei Bündel von Zugfasern, welche an demselben sich befestigt hatten, sind geblieben.

Fig. 14. Spindel im Anfang der Metakinese; die vier freien Enden der zusammengeklappten Chromosomen sind leicht zu sehen.

Fig. 15. Ein etwas späteres Stadium als in Fig. 14. Die Tochtersegmente berühren sich noch an den Enden oder sie haben sich bereits getrennt. Die Zug- und durchlaufenden Fasern treten mit schöner Deutlichkeit hervor.

Tafel IV.

Fig. 16. Stadium kurz nach der Metakinese. Die V-förmigen Chromosomen haben welligen Umriss, welcher durch die Drehung um ihre Achse entsteht.

Fig. 17 und 18. Auseinanderweichende Chromosomen. In Fig. 17 hat die Spindel eine breite Tonnenform; in Fig. 18 ist der Pol sehr stumpf und mehrere extranucleare Nucleoli liegen zwischen den Spindelfasern.

Fig. 19. Die Chromosomen sind fast an den Polen angekommen. Die durchlaufenden Spindelfasern bilden jetzt einen tonnenförmigen Verbindungsfadencomplex.

Fig. 20. Die Chromosomen sind zum Knäuel der Tochterkernanlage verschmolzen. Die Verbindungsfäden bilden einen tonnenförmigen cylindrischen Körper, welcher nach den Polen zu sich verjüngt. Von jeder Kernanlage strahlen Kinoplasmafäden nach der inneren Peripherie der Zelle aus.

Fig. 21. Tochterkernanlage und Verbindungsfäden. In der Mitte der Verbindungsfädencomplexe fängt die Zellplatte an sich zu bilden.

Fig. 22. Die Zellplatte ist schon angelegt. Der Verbindungsfädencomplex ist im Aequator bis an die Zellwand vorgewölbt.

Fig. 23. Die erste Zelltheilung ist fast fertig. Die Kernanlagen liegen in der Mitte der Zelle, aber es ist noch keine Kernwandung vorhanden. Betreffs Orientirung der Kinoplasmafasern vergl. den Text.

Fig. 24. Tochterkern im lockeren Knäuelstadium von *Lilium Martagon*; der Schnitt hat den Kern halbirt und die Kernhälfte ist von der concaven Seite zu sehen.

Fig. 24 a. Spindel des zweiten Theilungsschrittes bei *Fritillaria persica*, b von *Lilium Martagon*. Die zusammengelegten Chromosomen sind an einem Ende noch nicht durchbrochen.

Fig. 25. *a* zwei zusammengelegte Chromosomen, kurz nachdem sie aus dem Knäuel hervorgetreten sind; *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, *g* verschiedene Chromosomen beim Spindelstadium.

Fig. 26. Chromosom mit einem lang ausgezogenen Schenkel.

Fig. 27. Junge Pollenmutterzelle mit ruhendem Kern; das Linin bildet ein feines Netzwerk, in welchem Chromatinkörner eingelagert sind.

Fig. 28. Der längs gespaltene Knäuel hat sich etwas verkürzt und verdickt; die Tochtersegmente sind umeinander gedreht. In einem Ende der Zelle sind zwei kleine Cytoaster. Ein grosses Kernkörperchen liegt in der Mitte.

Fig. 29. Der Chromatinknäuel ist in Chromosomen zerlegt; jedes besteht aus zwei grossen, umeinander gedrehten Segmenten. Die strahlenden Kinoplasmafäden ordnen sich in Büschel.

Fig. 30. Die Kinoplasmafäden strahlen meistens gruppenweise von dem Kern aus.

Fig. 31. Ein etwas späteres Stadium. Die Kinoplasmafäden haben sich in Büscheln angesammelt. Ein grosses und mehrere kleine Kernkörperchen sind vorhanden.

Fig. 32. Die Kernwandung ist verschwunden, und die Kinoplasmafäden bilden einen Filz um den Kern, in dessen Höhle Fasern eindringen. Im Filz treten schon Pole hervor. Einige Chromosomen sind durch das Messer in Stücke zerschnitten.

Fig. 33. Eine vielpolige Spindel; in jedem Ende der Zelle liegt eine schaumige Masse von Trophoplasma.

Fig. 34. Eine dreipolige Spindel, nachdem einige Pole derselben schon verschwunden sind.

Tafel V.

Fig. 35. Spindel mit einem ringförmigen und einem zusammengeklappten Chromosom; zwei Tochtersegmente sind von einander getrennt.

Fig. 36. Spindel mit drei verkürzten, ringförmigen Chromosomen.

Fig. 37. Spindel mit ringförmigen Chromosomen; die Tochtersegmente eines Ringes sind getrennt.

Fig. 38. Die Chromosomen fangen an auseinander zu weichen; sie sind an einem Ende noch verbunden.

Fig. 39. Die Chromosomen begeben sich nach den Polen.

Fig. 40. *a*, *b*, *c* verschiedene ringförmige Chromosomen von demselben Stadium wie Fig. 37; *d* die Metakinese eines zusammengeklappten Chromosoms. Der Rhombus entsteht gerade so wie bei *Lilium*.

Fig. 41. Ein ringförmiges und ein zusammengelegtes Chromosom, von der Seite gesehen, in der Aequatorialplatte.

Fig. 42. Die Tochterchromosomen sind gerade an den Polen angelangt; von jedem Pole strahlen nach allen Richtungen zahlreiche Kinoplasmafäden aus.

Fig. 43. Zwei Tochterkernanlagen; die Kernwandungen sind noch nicht ganz fertig; viele Verbindungsfäden sind vorhanden.

Fig. 44. Zwei Tochterkerne, deren Verbindungsfäden noch erhalten sind; die Strahlung um die Kerne ist fast verschwunden; *n* Kernkörperchen.

Fig. 45. Von jedem Tochterkern strahlen Kinoplasmafäden aus. Die Verbindungsfäden sind fast verschwunden, zwischen den Kernen liegt schaumiges Plasma. Der Chromatinknäuel läuft der Kernwandung entlang.

Fig. 46. Tochterkern im Knäuelstadium. Lininbrücken verbinden die Knäuelwindungen.

Fig. 47 und 48. Tochterspindeln. Die U-förmigen Chromosomen sitzen paarweise an den Spindelfasern.

Fig. 49. Vier Enkelkernanlagen, zwischen welchen Verbindungsfäden laufen. Der durch die Enkelkerne abgeschlossene Raum, welcher schaumartiges Plasma enthält, ist auch mit einigen Verbindungsfäden durchsetzt.

Fig. 50. Vier in derselben Ebene liegende Enkelkerne, die miteinander durch Fadencomplexe in Verbindung stehen.

Fig. 51. Ruhender Kern mit feinem Liningerüst, in dessen Fäden Chromatinkörner eingelagert werden.

Fig. 52. Kern im Knäuelzustand. Die gleichförmigen Chromatinscheiben bilden eine einzige Reihe, einzelne aber sind der Länge nach gespalten.

Fig. 53. Der Kernfaden hat eine Längsspaltung erfahren. Die Tochtersegmente sind in diesem Fall etwas von einander getrennt und um sich selbst gedreht.

Fig. 54. *a* ein Stück Kernfaden, in welchem eine Reihe Chromatinscheiben eingebettet ist, sehr stark vergrössert; *b* derselbe nach der Längsspaltung.

Fig. 55. Kern mit fünf Chromosomen; die umeinander gedrehten Segmente sind leicht unterscheidbar.

Fig. 56. Die stark verkürzten, mit zarten Fäden in Verbindung stehenden Chromosomen liegen meistens der Kernwandung an.

Fig. 57. Ein ringförmiges und zwei zusammengeklappte Chromosomen.

Fig. 58. Eine vielpolige Spindel.

Fig. 59. Eine dreipolige Spindel.

Fig. 60. Eine fertige Spindel; *a* Kernplatte in Polansicht.

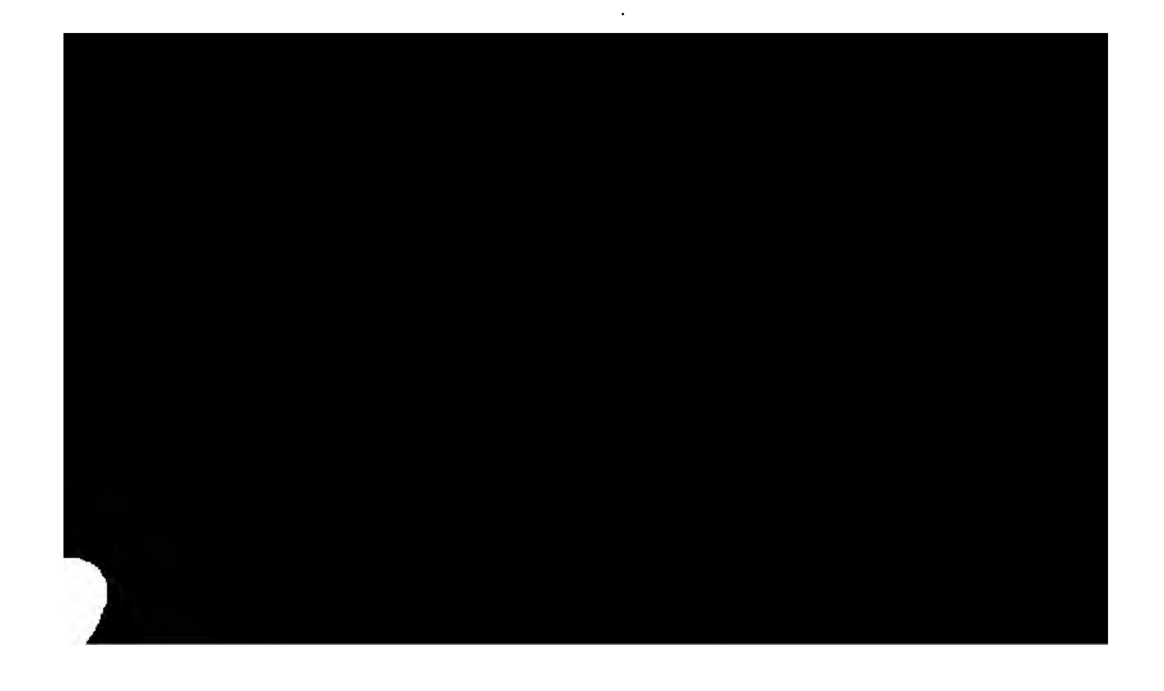
Fig. 61. Zwei Chromosomen von verschiedener Form.

Fig. 62. Spindel mit auseinander weichenden Chromosomen.

Fig. 63. Zwei Tochterkerne, von deren Polseiten Plasmafäden ausstrahlen.

Fig. 64. Die Spindel eines Tochterkerns.

Fig. 65. Zwei Tochterkernfiguren mit auseinander weichenden Chromosomen; die Längsachsen liegen nicht genau in derselben Ebene.



Die Kerntheilungen in den Pollenmutterzellen von *Hemerocallis fulva* und die bei denselben auftretenden Unregelmässigkeiten.

Von

H. O. Juel.

Mit Tafel VI—VIII.

Schon in der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts war die Beobachtung gemacht worden, dass bei gewissen Pflanzen statt der normalen Tetraden von Pollenkörnern, zufällig auch solche mit mehr als vier Pollenkörnern vorkommen. Bei *Hemerocallis fulva* wurde dann diese Eigenthümlichkeit gleichzeitig von Strasburger[1]) und Tangl[2]) beobachtet. Der erstere fand auch die Erklärung dieser Erscheinung, indem er dieselbe auf eine sonst nicht beobachtete Unregelmässigkeit bei der ersten Theilung der Pollenmutterzelle zurückführte. Da indess seit dem Erscheinen der oben citirten Untersuchung die Methoden auf dem cytologischen Gebiete sich wesentlich verändert und verbessert haben, und ältere Beobachtungen ja immer mittels dieser neueren Methoden geprüft werden müssen, so schien es der Mühe werth, auch diesen Gegenstand einer erneuten Untersuchung zu unterziehen. Diese Aufgabe vorzunehmen wurde mir von Prof. Strasburger vorgeschlagen. Ich war mit dieser Arbeit während des Sommersemesters 1896 im botanischen Institute zu Bonn beschäftigt und habe dann dieselbe im botanischen Institute zu Upsala zu Ende gebracht. Dabei habe ich aber auch auf die Einzelheiten beim normalen Kerntheilungsvorgang in den Pollenmutterzellen geachtet und Verschiedenes ge-

1) Strasburger, Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältniss der Kerntheilung zur Zelltheilung. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 21, 1882, p. 497.

2) Tangl, Die Kern- und Zelltheilungen bei der Bildung des Pollens von *Hemerocallis fulva* L. Denkschr. d. Kais. Akad. d. Wiss., Bd. 45, Wien 1882, p. 73.

funden, was mir einer Erwähnung werth vorkommt. Zwar weiss ich, dass Herr Mottier gleichzeitig eine eingehende Untersuchung über diese Kerntheilungen bei verschiedenen anderen Phanerogamen ausgeführt hat, doch will ich meine Beobachtungen hier mittheilen, da die Verhältnisse bei *Hemerocallis* vielleicht auch zur Lösung einiger schwebenden Fragen mit beitragen können.

Ueber die Untersuchungsmethoden kann ich mich kurz fassen, da dieselben jetzt allgemein bekannt sind. Zum Fixiren der Antheren wurde Chromosmiumessigsäure, zum Einbetten Paraffin angewandt. Die Antheren wurden in Serien von 0,005 mm dicken Mikrotomschnitten zerlegt und mit Safranin-Gentianaviolett-Orange gefärbt. Die Präparate wurden mit den besten Oelimmersionssystemen untersucht. Sämmtliche Abbildungen sind im botanischen Institute zu Upsala mit einem Zeiss'schen Apochromaten 2 mm, n. Ap. 1,30 mittels Abbe's Camera gezeichnet worden.

Zur Kenntniss des normalen Theilungsvorgangs.

Die Vorgänge, die sich in dem noch von einer Wandung umgebenen Kerne abspielen, habe ich nicht näher studirt. Während dieser Entwickelungsstadien des Kernes zeigt das Cytoplasma eine deutlich strahlige Structur. Eine solche Structur des Plasmas wurde schon von Belajeff[1]) in den Pollenmutterzellen von *Larix* beobachtet. Guignard[2]) und Farmer[3]) liefern von Pollenmutterzellen bei *Lilium* Bilder, die auch solche Strahlungen aufweisen. Ich erwähne diese Erscheinung hier nur, um hervorzuheben, wie dieselbe zu Stande kommt. Im Cytoplasma sind nämlich feine Fasern vorhanden, welche von der Kernoberfläche gegen die Zellwand ziehen. Die Fasern bilden einen besonders geformten Bestandtheil des Cytoplasmas, und zwischen denselben liegt das übrige Cytoplasma als körnige oder flockige Masse vertheilt. Diese beiden Substanzen entsprechen ohne Zweifel dem Kinoplasma und Trophoplasma Strasburger's[4]). Die erstere Substanz ist also in diesen Pollenmutter-

1) Belajeff, Zur Kenntniss der Karyokinese bei den Pflanzen. Flora, Bd. 79, 1894, p. 431, Taf. XII, Fig. 1.

2) Guignard, Nouvelles études sur la fécondation. Ann. sc. nat. Bot., Sér. 7, tom. 14, pl. 10, Fig. 10.

3) Farmer, Ueber Kerntheilung in *Lilium*-Antheren etc. Flora, Bd. 80, 1895, Taf. II, Fig. 1.

4) Strasburger, Histol. Beitr., H. 5, p. 98.

zellen, wenigstens während der Prophasen, schon deutlich differenzirt und entsteht nicht bei der Spindelbildung durch eine Umwandlung des Plasmas, wie früher angenommen wurde.

Sobald die Kernwandung verschwunden ist, zeigt auch das Cytoplasma ein ganz anderes Aussehen. Die strahlige Structur ist nicht mehr da, und die früher gleichförmig gemischten beiden Substanzen sind auseinander gegangen (Fig. 1, Taf. VI). Das Kinoplasma erscheint in Form von langen, geraden und sehr dünnen Fasern, welche die Kernhöhlung tangirend mit beiden Enden in den Zellraum hinaus gehen. Die Fasern laufen in allen möglichen Richtungen und bilden dabei ein Gerüst, das die Kernhöhle mit den Chromosomen umschliesst. Das Cytoplasma ist von diesem centralen Körper durch einen inhaltsarmen Raum ringsum getrennt, und hat sich in zwei verschiedene Zonen differenzirt. Die äussere ist ziemlich durchsichtig und substanzarm, die innere ist dunkel und weit dichter. Beide Schichten haben wesentlich denselben Bau, indem sie aus Körnchen von verschiedener Grösse, die sich zu wolkigen Massen vereinen, aufgebaut sind. Durch diese körnige Substanz, welche das Trophoplasma darstellt, ziehen einzelne Kinoplasmafasern, welche wenigstens oft als die Enden der die Kernhöhle begrenzenden Fasern zu erkennen sind.

Auf einem späteren Entwickelungsstadium ziehen sich die Fasern um die Kernhöhle zu einer ziemlich dichten, filzigen Schicht zuzusammen (Fig. 2, Taf. VI). Dies ist offenbar die von Belajeff[1]) und von Strasburger[2]) bei Larix beobachtete Filzschicht. Bei Pollenmutterzellen von Liliaceen konnten diese Forscher dagegen keine entsprechende Bildung wahrnehmen. In dem Präparate von *Hemerocallis*, dem die Fig. 2, Taf. VI entnommen ist, waren einige solcher Stadien vorhanden, welche die Filzschicht so, wie ich sie gezeichnet habe, sehr deutlich zeigten, aber sonst fand ich dieses Stadium nur selten, ohne Zweifel weil es sehr schnell durchlaufen wird.

Die Filzschicht scheint mir von besonderem Interesse zu sein, weil sie den Mechanismus darstellen dürfte, durch welchen bei diesen Objecten die Chromosomen zur Bildung der Kernplatte zusammengedrängt werden. Dies ist ja ein ganz anderer Vorgang als der

---

1) l. c., p. 432.

2) Strasburger, Karyokinetische Probleme. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXVIII, 1895, p. 166.

bei den Samenmutterzellen der *Salamandra* durch die Untersuchungen Hermann's[1]) und anderer Forscher bekannte.

In diesem Entwickelungsstadium hat der centrale Körper, der durch die Filzschicht mit den davon umschlossenen Chromosomen gebildet ist, eine ellipsoidische Form, welche auf eine Vorbereitung zur Kernspindel hindeutet. Zuweilen sah ich Centralkörper von etwas abweichender Form, welche vielleicht mit den von Strasburger[2]), Farmer[3]) und Belajeff[4]) beschriebenen, der Spindelbildung vorhergehenden mehrpoligen Figuren sich vergleichen liessen.

Wie sich der oben beschriebene Centralkörper zur Kernspindel umwandelt, konnte ich nicht entscheiden. Die fertige Spindel (Fig. 3, Taf. VI) hat recht kräftige Spindelfasern, die vielmal dicker und substanzreicher erscheinen als die früher vorhandenen Kinoplasmafasern, aus welchen sie wahrscheinlich durch Verschmelzungen entstanden sind. Von jedem der äquatorial gelagerten Chromosome gehen je zwei Spindelfasern aus, eine nach jedem Spindelpole. Am äquatorialen Ende sind die Fasern am dicksten und verjüngen sich gegen die Pole. Ihre Enden stecken in der dunklen Cytoplasmazone, ohne in einem Punkte zusammen zu laufen. Sonst schwebt die Spindel ganz frei in dem von dieser Zone begrenzten hellen Hofe.

Das Cytoplasma zeigt dieselbe Structur und Differenzirung wie in den vorhergehenden Stadien, nur mit dem Unterschiede, dass jetzt in demselben gar keine faserigen Elemente zu entdecken sind. Wenn man irgendwo eine Faser zu sehen meint, so zeigt sich diese bei genauer Beobachtung nur als eine Reihe von Körnern. Es sind in der That alle faserigen Elemente, alles Kinoplasma, in der Spindelbildung aufgegangen. Keine Strahlungen um die Pole der Spindel sind vorhanden, wie sie sonst bei vielen pflanzlichen Objecten gerade in diesem Stadium beschrieben worden sind. Die Spindel ist mit ihren Enden nicht an der Zellwand fixirt, die Pole sind hier (im Gegensatze zu dem Verhalten bei *Lilium*) von den Zellwänden ziemlich weit entfernt, und Polstrahlungen sind nicht

---

1) Hermann, Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 37. — Vergl. auch Drüner, Studien über den Mechanismus der Zelltheilung. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. 29, 1895.

2) Histol. Beitr. I, Fig. 43, 45.

3) Farmer, On nuclear division in the pollen mother-cells of *Lilium Martagon*. Ann. of Bot., Vol. 7.

4) l. c., Fig. 5, 13, 14.

entwickelt. Auch die dunklere Cytoplasmazone mit ihrem körnigen Aufbau dürfte für die Kernspindel keine festen Anheftungspunkte zu liefern im Stande sein. Um den Vorgang der Metakinese hier zu erklären, scheint es mir daher unumgänglich nothwendig anzunehmen, dass die Spindelfasern auf diesem Stadium eine gewisse Festigkeit oder Starrheit besitzen, und diese scheint dadurch zu Stande zu kommen, dass jede Faser aus mehreren Elementen zusammengesetzt ist. Die Zusammengesetztheit der Spindelfasern ist schon von Guignard[1]) und Strasburger[2]) hervorgehoben worden. Ich konnte dieses an solchen Schnitten, wo eine Kernspindel dicht an der Kernplatte quer durchschnitten war, sicher constatiren. Jeder Querschnitt einer Spindelfaser erscheint nämlich vier- oder fünfeckig mit einer entsprechenden Zahl von dunklen Punkten in den Ecken (Fig. 5, Taf. VI), welche den die Faser aufbauenden Elementen entsprechen. Wegen der intensiven Färbung dieser Elemente vermuthe ich indessen, dass auch diese aus verschmolzenen Kinoplasmafasern entstanden sind. Ausser den zusammengesetzten Fasern sind in der Spindel auch mehrere einfache vorhanden.

Die Chromosomen haben in der Kernplatte eine gedrungene, plumpe Form. Die Tochtersegmente, in welche dieselben bei der Metakinese zerlegt werden, zeigen zur Noth die gewöhnliche V-Form, die Schenkel sind aber oft nur wenig entwickelt (Fig. 4, 6, Taf. VI).

Sobald die gespaltenen Chromosomen ihre Wanderung gegen die Pole angetreten haben, kann man einzelne dünne Kinoplasmafasern erkennen, die sich mit ihrem äquatorialen Ende von der Spindel getrennt haben und sich gegen die Trophoplasmazone richten, während ihr anderes Ende am Pole verharrt. Während der Metakinese werden diese ausbiegenden Fasern immer zahlreicher und bilden immer grössere Winkel gegen die Spindelachse. Im Diasterstadium entstehen auf diese Weise um die Pole wirkliche Strahlungen (Fig. 4, 6, Taf. VI).

Guignard[3]) bildet in den Pollenmutterzellen von *Lilium* Strahlungen ab, die von den Prophasen an bis zum Tochterknäuelstadium um stattlich entwickelte Centrosphären auftreten. Dagegen konnte Farmer (l. c.) diese Bildungen in denselben Zellen nicht entdecken. In anderen pflanzlichen Objecten sind dagegen Strahlungen

1) Guignard, Nouvelles études sur la fécondation. Ann. sc. nat. Bot., Sér. VII, T. 14, p. 185.

2) Karyok. Probl., p. 181 f.

3) Nouvelles études sur la fécondation, pl. 10, Fig. 12—19.

mehrmals wahrgenommen worden und scheinen gleichfalls während des Diasterstadiums am deutlichsten entwickelt zu sein[1]). — Centrosphären habe ich bei den Pollenmutterzellen von *Hemerocallis* nicht finden können.

Im Diasterstadium sind die Enden der Spindelfasern auseinander getreten, so dass das Spindelende dadurch recht breit wird (Fig. 4, Taf. VI). Die Fasern der Spindel, sowie diejenigen, welche die Strahlung bilden, treffen offenbar nicht in einem Punkte zusammen, und ein Centrosom, auf welches dieselben etwa gerichtet wären, konnte ich nicht entdecken.

Bis zu diesem Entwickelungsstadium bleibt die dunkle Zone im Cytoplasma unverändert erhalten. Aber mit der Fertigstellung der Tochterkerne und der Zellplatte, die in gewohnter Weise angelegt wird, schwindet diese Zone, und das Cytoplasma wird gleichförmiger.

In den mit einer Wandung versehenen Tochterkernen bildet das Chromatin keinen ununterbrochenen gewundenen Faden, sondern es liegt in Gestalt unregelmässig netzartig verbundener Bänder an der Kernwand vertheilt (Fig. 22, 24, 27, Taf. VIII), welche dadurch entstanden sind, dass die Chromosome durch pseudopodienähnliche Vorsprünge miteinander in Verbindung getreten sind. Die Tochterkerne sind der Zellplatte parallel abgeplattet und zeigen in der Scheitelansicht eine unregelmässige, oft eingekerbte und mit Vorsprüngen versehene Form, wie das schon Tangl[2]) beschrieben und abgebildet hat. Die Strahlung ist um diese Kerne sehr deutlich. Die einzelnen ausstrahlenden Fasern sind an gut fixirten und tingirten Präparaten deutlich zu erkennen. Sie gehen von allen Punkten an der Fläche des Kerns aus und scheinen öfters die Zellwand zu erreichen. Die Fasern sind ungefähr senkrecht auf die Kernwandung gerichtet, und weil die Form dieser Kerne unregelmässig ist, so erscheinen die Fasern hier nicht als Radien einer Sphäre, sondern ihre Richtung ändert sich nach der Form des Kernes. Wo ein Vorsprung vorhanden ist, bildet dieser gleichsam ein besonderes Centrum einer oft sehr schönen Strahlenfigur. In der Seitenansicht ist daher die Strahlung am deutlichsten an den beiden Enden des länglichen Kernes (Fig. 25, 27, Taf. VIII). In der Scheitelansicht ist dies

1) Vergl. Strasburger, Histologische Beiträge I, p. 100.
2) l. c., Taf. II, Fig. 28, 29.

noch auffallender, der Kern zeigt da oft mehrere Vorsprünge, jeden mit einer Strahlenfigur (Fig. 24, Taf. VIII).

Die zweite Theilung geht in derselben Weise wie die erste von Statten. Die Kinoplasmafasern, welche die Verbindungsspindel und die Strahlungen bildeten, werden allmählich zurückgezogen und lagern sich längs der Kernwandung (Fig. 28, Taf. VIII), dann ziehen sie sich zu einer Filzschicht um die in die Mitte gedrängten Chromosomen zusammen (Fig. 13 oben, Taf. VII). Das Cytoplasma wird während der Prophasen gerade wie in der ersten Theilung in zwei Zonen differenzirt. Die Kernspindel hat vor dem Beginne der Metakinese alles Kinoplasma in sich aufgenommen (Fig. 17, Taf. VII), dann entsteht aber allmählich um die Pole eine Strahlung (Fig. 29, Taf. VIII), welche in den fertigen Tetraden am vollkommensten wird (Fig. 31, Taf. VIII).

Während der Prophasen der zweiten Theilung werden wieder gesonderte Chromosome sichtbar. Diese haben eine weniger plumpe Gestalt als diejenigen des Mutterkernes und bestehen aus je zwei in verschiedener Weise zusammenhaftenden Stäbchen (Fig. 14, Taf. VII).

Die Zellplatten verhalten sich bei *Hemerocallis* nicht wie bei anderen Liliaceen. Die Verbindungsspindel zwischen den Tochterkernen bildet in gewöhnlicher Weise eine Zellplatte, der äquatoriale Theil der Spindel verbreitert sich und die Zellplatte wächst dabei gegen die Zellwand zu. Sie erreicht aber die Zellwand nicht. Wenn die Vorbereitungen zur zweiten Theilung eintreten, ist die Zellplatte und die Verbindungsspindel noch um eine kleine Strecke von der Zellwand getrennt (Fig. 15, Taf. VII, Fig. 28, Taf. VIII). Jetzt lösen sich die Verbindungsfasern von der Zellplatte, und diese liegt ganz frei im Zellraume (Fig. 17, Taf. VII, Fig. 30, Taf. VIII). An gut gelungenen Präparaten zeigt sich jetzt die Zellplatte im Querschnitte doppelt contourirt. Ihre beiden Contouren erscheinen aber nicht als Linien, sondern sind aus Reihen von feinsten Körnchen gebildet (Fig. 16, 17, Taf. VII). Wahrscheinlich hat schon die Bildung einer Mittellamelle begonnen, und die Körnchen sind wohl Mikrosomen, die an dem Aufbau derselben betheiligt sind. Tangl hat die Entstehung dieser Zellplatte beobachtet und bildet auch die während der zweiten Theilung frei schwebende Platte ab[1]). Er meint aber, dass dieselbe allmählich resorbirt werde, und dass

1) l. c., Fig. 27, 28, 73, 74.

die Zellwände dann nach der zweiten Theilung simultan entstehen[1]). Dies geschieht aber nicht, die Zellplatte bleibt während der zweiten Theilung immer unverändert (Fig. 29, Taf. VIII). Gleichzeitig mit der Anlegung von Zellplatten in den beiden Verbindungsspindeln zwischen den Enkelkernen setzt auch ein Theil der ausstrahlenden Kinoplasmafasern an die alte Zellplatte an und diese kann jetzt weiter wachsen. In der Fig. 31, Taf. VIII sind die Zellplatten miteinander schon verbunden — die neugebildeten sind dadurch kenntlich, dass sie nicht in der Mitte aufeinander treffen —, haben aber die Zellwand noch nicht erreicht. Eine fertige Zellwandlamelle wird zuerst in der alten Zellplatte und zwar im mittleren Theil derselben ausgebildet.

Die unregelmässigen Theilungsvorgänge.

Diese wurden von Strasburger[2]) studirt, welcher nachwies, dass solche schon bei der ersten Theilung der Pollenmutterzellen stattfinden, indem im Diasterstadium ein Chromatinkörper am Aequator stecken bleibt und später einen kleinen Kern bildet, der durch zwei besondere Zellplatten gegen die beiden grösseren Tochterkerne abgegrenzt wird. In einer späteren Abhandlung[3]) theilt er weiter mit, dass solche kleinen Kerne sich dann auch zugleich mit den grösseren Schwesterzellen theilen können, und er folgert hieraus[4]), dass die Chromosome eines Kernes unter sich nicht verschieden sein können, sondern „dass jedes Segment des Kernfadens die Eigenschaften des ganzen Kernfadens theilt".

Ein anderer Forscher, der diesen Vorgängen einige Aufmerksamkeit gewidmet hat, ist Tangl[5]). Seine Angabe, dass die überzähligen Tetraden bei *Hemerocallis* durch nachträgliche Theilungen einzelner Tetradenzellen entstehen, ist sicher nicht zutreffend. Ich werde auf diese Angabe später zurückkommen.

---

1) l. c., p. 83.
2) Strasburger, Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne etc., p. 22. Angaben über ältere Befunde von überzähligen Pollentetraden finden sich ebendaselbst, p. 24, und bei Tangl, l. c., p. 83.
3) Die Controversen etc., p. 277.
4) l. c., p. 301.
5) l. c., p. 73.

Endlich hat Biourge[1]) über diese Frage einige Bemerkungen geliefert. Er behauptet, dass die kleinen Zellen in den Tetraden öfters kernlos seien, eine irrthümliche Angabe, die nur durch sehr mangelhafte Untersuchung erklärt werden kann. Da er die kleinen Kerne von *Hemerocallis* mit dem von Oltmanns[2]) beschriebenen Vorgang bei der Eibildung von *Pelvetia* vergleicht, so mag daran erinnert werden, dass es im letzteren Falle sich doch um ganze und in normaler Weise entstandene Zellkerne handelt, wenn dieselben auch weiterhin reducirt werden[3]).

Biourge scheint auch über das Zustandekommen der unregelmässigen Tetraden bei *Hemerocallis* eine eigene Hypothese aufstellen zu wollen: „la véritable interprétation de ces phénomènes se trouve dans le mode de formation de la plaque cellulaire". Auf eine Erläuterung dieser Idee geht er doch nicht ein.

In den thierischen Zellen sind solche unregelmässigen Vorgänge auch hier und da beobachtet worden. Die von Rabl[4]) beschriebenen Bildungen entsprechen bezüglich ihrer Entstehung vollkommen den unter 1., 2. und 4. hierunter beschriebenen Bildungsabweichungen. Auch die zahlreichen kleinen Kerne, die Meves[5]) in einer Zelle gefunden hat, mögen hier erwähnt werden, obgleich ihre Entstehung nur unvollständig bekannt ist.

Ich gehe jetzt zu meinen eigenen Beobachtungen über.

---

1) Biourge, Recherches morphologiques et chimiques sur les grains de pollen. La Cellule, Tom. 8, Fasc. 1, 1892, p. 56.

2) Oltmanns, Beiträge zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte der Fucaceen. Sitzungsber. der preuss. Akad. der Wiss. zu Berlin, Jahrg. 1889, 2, p. 596.

3) Biourge citirt auch gewisse ähnliche von Carnoy (La Cellule, Tom. I, Fasc. 2) beschriebene Fälle. Leider war mir diese Abhandlung nicht zugänglich.

4) Rabl, Ueber das Vorkommen von Nebenkernen in den Gewebezellen der Salamanderlarven etc. Archiv für mikrosk. Anat., Bd. 45, 1895, p. 427, Taf. XXV, Fig. 26—34.

5) Meves, Ueber eine Metamorphose der Attractionssphären in den Spermatocyten von *Salamandra maculosa.* Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 44, 1895, p. 172, Taf. X, Fig. 62.

Unregelmässigkeiten bei der ersten Theilung.

Ausser den von Strasburger beschriebenen Unregelmässigkeiten des Theilungsvorgangs habe ich auch noch andere beobachtet, und will daher die verschiedenen Fälle jeden für sich besprechen.

1. Der von Strasburger beobachtete Fall ist recht häufig anzutreffen, so dass ich an Präparaten von entsprechenden Entwickelungstadien in jedem Schnitte oft mehrere solche habe auffinden können. Die jüngsten Zustände dieser Theilungsfiguren sind nicht leicht festzustellen. Die Umlagerung der gespaltenen Chromosomen geschieht oft nicht ganz regelrecht, einige können etwas nachbleiben, ohne dass es sich entscheiden lässt, ob dieselben im Aequator stecken bleiben oder an die Pole gelangen werden. Der in Fig. 6, Taf. VI abgebildete Fall ist indess unzweideutig. Alle Chromosomen sind an die Pole gelangt, nur ein Doppelchromosom ist am Aequator zurückgeblieben, und dieses ist in zwei symmetrische, nur durch einen schmalen Isthmus vereinigte Hälften gespalten, die offenbar von einander nicht los können. Man bekommt überhaupt von dieser ersten Theilung den Eindruck, dass die Trennung der Chromosomenhälften nicht ohne einen gewissen Widerstand vor sich geht, und hierin liegt wahrscheinlich die Erklärung der Unregelmässigkeiten.

Die Fig. 7, Taf. VI zeigt, wie sich dieser Fall weiter entwickelt. Die Tochterkerne sind eben angelegt und mit Wandung versehen, und auch das im Aequator liegende Doppelchromosom hat sich mit einer Wandung umgeben und zu einem kleinen sehr chromatinarmen Kern entwickelt. Die Kerne sind eben erst gebildet, die Chromosomen noch nicht vollkommen zu einem Netzwerk verschmolzen. So verhält es sich auch in dem kleinen Kern, denn sein Inhalt besteht aus zwei durch einen schmalen Isthmus vereinten Chromatinmassen, welche offenbar den beiden Hälften eines primären Chromosoms entsprechen.

Die Verbindungsfasern gehen in dieser Kernfigur zum grössten Theil von dem einen Tochterkern zum anderen und erzeugen eine Zellplatte. Aber dort, wo der kleine Kern liegt, haben die Fasern einen anderen Verlauf, indem sie den kleinen Kern mit den beiden Tochterkernen verbinden. Und von jenem strahlen auch einige Fasern in der Richtung gegen die Zellplatte aus.

Während des jetzt erfolgenden Zuwachses der Zellplatte und der damit verknüpften Verbreiterung der Verbindungsspindel wird der kleine Kern auf die Seite gedrängt und der Zellwand genähert. Und jetzt entstehen auch in der Mitte der Faserzüge, die ihn mit den Tochterkernen verbinden, neue Zellplatten. Diese verbinden sich mit der äquatorialen Zellplatte, ohne Zweifel durch die Thätigkeit der vom kleinen Kern nach innen zu ausstrahlenden Fasern. Das Ganze erscheint auf einem axilen Schnitte als ein einheitliches Y-förmiges Gebilde (Fig. 8, Taf. VI).

Solche Bilder wie die Fig. 8, Taf. VI sind sehr häufig zu finden. Aber um ein richtiges Verständniss von der Form dieser gespaltenen Zellplatten zu bekommen, ist auch eine Scheitelansicht des den kleinen Kern einschliessenden Raumes nöthig. Es gelang mir auch solche Bilder aufzufinden (Fig. 9, Taf. VI). Die den kleinen Kern umgebende Zellplatte beschreibt an der Peripherie der Mutterzelle einen Kreis. Der Raum, der diesen Kern einschliesst, ist also trichterförmig.

Es scheint gar nicht selten einzutreffen, dass in derselben Pollenmutterzelle zwei solche kleine Kerne abgetrennt werden, wobei die Zellplatte sich an zwei verschiedenen Stellen trichterförmig spaltet.

2. Ebenso häufig wie der von Strasburger beschriebene, hier eben besprochene Fall ist ein anderer, welcher dadurch zu Stande kommt, dass die beiden Hälften eines Chromosomes zwar von einander getrennt werden und die Wanderung gegen die Pole beginnen, aber doch in einiger Entfernung vom Aequator stehen bleiben, ohne die Pole zu erreichen (Fig. 10, Taf. VII). Was hier auf die Bewegung hemmend einwirkt, ist an den Präparaten nicht zu sehen.

Die Stadien der fertigen Tochterkerne zeigen, wie diese Fälle sich weiter entwickeln (Fig. 11, Taf. VII). Die beiden Chromosome constituiren je einen kleinen und sehr chromatinarmen, aber sonst ganz normalen Kern. Zwischen sich haben diese Kerne eine kleine Verbindungsspindel, welche an der Bildung der Zellplatte theilnimmt. Die Zellplatte wird nämlich in diesen Fällen ganz normal entwickelt und läuft auch zwischen den beiden kleinen Kernen. Diese sind auch mit ihren grossen Schwesterkernen durch Verbindungsfasern vereint, ausserdem strahlen von ihren Flächen nach allen Richtungen Kinoplasmafasern aus.

Zuweilen liegt nur auf der einen Seite der Zellplatte ein kleiner Kern, ohne dass auf der anderen Seite ein entsprechender zu finden wäre. Die Zellplatte ist auch da normal ausgebildet, nur kann sie dort, wo der kleine Kern liegt, eine Biegung machen, wodurch sie von demselben entfernt wird. Dies ist wahrscheinlich so entstanden, dass von einem primären Chromosom die eine Hälfte an den Pol gelangte, die andere aber sich verzögerte und den kleinen Kern dann bildete. Die Verbindungsfasern, welche diesen mit dem jenseitigen grossen Kern verbanden, waren kürzer als die übrigen, und da die Zellplatte an der Mitte der Verbindungsfasern entsteht, so musste sie hier eine veränderte Richtung bekommen.

Nicht gerade selten entstehen in einer Pollenmutterzelle zwei kleine Kernpaare, also zwei kleine Kerne auf jeder Seite der Zellplatte. Ein solcher Fall ist in Fig. 12, Taf. VII dargestellt. Ich habe auch drei solcher Kernpaare gesehen. Uebrigens können diese Fälle zugleich mit dem unter 1. beschriebenen in derselben Mutterzelle combinirt sein.

Wenn zwei solche kleinen Kerne auf derselben Seite der Zellplatte nahe aneinander liegen, so gehen die zwischen denselben ausstrahlenden Fasern von einem Kern zum anderen, eine kleine Verbindungsspindel bildend (Fig. 12, Taf. VII).

In diesem Zusammenhange will ich auf das eigenthümliche Verhalten der Vorsprünge an den Tochterkernen zurückkommen. Um diese sind, wie schon erwähnt wurde, ausgeprägte Strahlungen vorhanden. Wo nun zwei solche benachbarte Vorsprünge stärker hervorragen, bilden ihre Kinoplasmafasern eine kleine Verbindungsspindel, ganz als ob es sich um zwei besondere kleine Kerne handelte. Wenn ein Schnitt die beiden Vorsprünge vom Kerne abgeschnitten hat, so geben dieselben vollkommen das Bild von zwei benachbarten kleinen Kernen. Man vergleiche nur die Bilder in Fig. 12, Taf. VII, welche thatsächlich gesonderte Kerne vorstellen, mit den kernähnlichen Körpern oben in Fig. 25, Taf. VIII. In dem hier abgebildeten Präparate konnte ich mich sicher überzeugen, dass diese beiden Körper bei tieferer Einstellung des Mikroskopes sich in einem grossen Kern vereinigten.

Unter den verschiedenen hier besprochenen kleinen Spindelfiguren sind einige schon in den Kernspindeln vorgebildet, nämlich diejenigen, welche einen kleinen Kern mit dem benachbarten grossen

Kerne oder mit dem anderen, demselben primären Chromosom entstammenden Kerne verbinden. Die Verbindungsspindeln, welche zwischen zwei kleinen Kernen verschiedenen Ursprunges, sowie diejenigen, die zwischen zwei Vorsprüngen eines Kernes auftreten, sind dagegen Neubildungen. Es hat den Anschein, als ob die von verschiedenen Kernen oder Theilen von Kernen ausstrahlenden Kinoplasmafasern aufeinander anziehend einwirkten, so dass sie ihren sonst geraden Verlauf in diesen Fällen veränderten, um spindelförmige Figuren zu bilden.

Zellplatten erzeugen diese kleinen Verbindungsspindeln in der Regel nicht. Nur ausnahmsweise sah ich zwischen einem kleinen Kerne und dem benachbarten grossen eine Zellplatte, welche gegen die typische grosse Zellplatte einen schiefen Winkel bildete (wie in Fig. 16, Taf. VII). Sehr merkwürdig ist aber der in Fig. 24, Taf. VIII dargestellte Fall. Hier hat die zwischen zwei Vorsprüngen des Tochterkernes gelegene Verbindungsspindel eine Zellplattenanlage entwickelt, welche also auf der typischen Zellplatte senkrecht steht. Ein solches Gebilde hat, soweit ich verstehe, keinen Sinn und muss als zufällig und abnorm betrachtet werden. Der Fall scheint mir jedoch ein theoretisches Interesse zu haben, denn er zeigt, dass solche aus einem Kerne vorragende Partien eine gewisse Selbstständigkeit an den Tag legen können, indem sie sich so verhalten, als ob sie besondere Kerne darstellten.

3. Im Diasterstadium fand ich in seltenen Fällen ein jenseits des einen Poles gelegenes Chromosom, dessen Form und Grösse darauf hindeutete, dass es ein primäres, also ungespaltenes sei. Wie ein Chromosom eine solche transpolare Lage bekommen kann, ist mir nicht ganz verständlich. Es könnte sein, dass jenes Chromosom an der Kernplatte gar nicht betheiligt gewesen, obgleich es mir kaum möglich erscheint, dass ein Chromosom aus jener oben beschriebenen, die Chromosomen zur Kernplattenbildung zusammendrängenden Filzschicht (Fig. 1 und 2, Taf. VI) hätte entschlüpfen können. Es wäre auch denkbar, dass dieses Chromosom sich zwar in der Kernplatte befunden habe, dass aber die eine der anziehenden Spindelfasern nicht functionirt hat, und dass das ganze Chromosom gegen den anderen Pol gezogen wurde und dabei aus der richtigen Bahn gerieth. Ich habe diese Fälle nur selten gesehen und weiss nicht, ob ein solches transpolares Chromosom in den Tochterkern aufgenommen werden kann. Doch scheint dies wenigstens nicht

immer zu geschehen. Einmal habe ich nämlich neben dem einen Tochterkerne einen kleinen transpolar gelegenen Kern gefunden, wie es die Fig. 22, Taf. VIII darstellt, und ich vermuthe, dass derselbe in der oben angedeuteten Weise entstand. Der kleine Kern nimmt an der Bildung der Zellplatte keinen Antheil, er ist nur mit dem grossen Kerne durch eine Verbindungsspindel vereint.

4. Bei den unter 1. beschriebenen Unregelmässigkeiten wurde als muthmassliche Ursache derselben angenommen, dass der Kraft, die die Chromosomenhälften an die Pole zieht, ein Widerstand hemmend entgegentritt. Dass eine solche ziehende Kraft auf die Chromosomen wirkt, wird ziemlich allgemein, doch nicht von allen Forschern angenommen. Ein Beweis dafür scheint mir durch solche Fälle geliefert zu werden, wo die Chromosomen während der Metakinese an beiden Enden gezerrt werden, ohne von einander los zu kommen. Mit dem einen Ende bleiben sie im Aequator aneinander haften, mit dem anderen haben sie schon den Pol erreicht und bilden also einen geraden schmalen Strang, der die beiden Chromosomengruppen verbindet (Fig. 26, Taf. VIII). Im Vergleich zu den Spindelfasern sind solche Chromatinstränge allerdings sehr dick und unterscheiden sich übrigens durch die Färbung von diesen. Der Chromatinstrang bleibt noch da, nachdem die Kernwandungen und die Zellplatte erschienen sind. Er scheint keine besondere Wandung zu bekommen, aber wird auffallender Weise mit einer Kinoplasmastrahlung umgeben. In seiner ganzen Länge wird er nämlich von rechtwinkelig abstehenden Kinoplasmafasern bekleidet, wie es die Fig. 27, Taf. VIII zeigt. In diesem Präparate sind die äquatorialen Enden der Tochterchromosome von einander frei geworden, was gar nicht immer der Fall ist, und senden auch an die Zellplatte einige Strahlen aus.

Diese Strahlungen der Chromatinstränge, welche sich mit den Fasern der Verbindungsspindel kreuzen, scheinen hier einen besonderen Zweck nicht zu haben. Sie dürften nur aus mechanischen Principien erklärt werden können, indem sie einem allgemeinen Gesetze folgen, das die Kinoplasmafasern senkrecht auf die Kernoberfläche richtet.

Das Verhalten der beim ersten Theilungsschritt entstandenen unregelmässigen Gebilde während der zweiten Theilung.

1. In Präparaten, in denen die Tochterkerne sich zur Theilung anschicken, kann man häufig solche auffinden, wo der Zellraum durch eine Y-förmige Zellplatte in drei Fächer getheilt ist, von denen das eine kleiner ist und nur eine geringe Chromatinmenge enthält. Es ist ohne Weiteres einleuchtend, dass solche Bilder dem unter 1. beschriebenen Typus der ersten Theilung entsprechen. Zur Zeit, wo an den grösseren Kernen die Kernmembranen schwinden und das Kinoplasma als Filzschicht um die zusammengedrängten Chromosomen sich ansammelt, sind dieselben Vorgänge auch an dem kleinen Kerne wahrzunehmen (Fig. 13, Taf. VII). Auch eine kleine dunkle Trophoplasmazone ist um den Kern vorhanden. Dann bildet dieser kleine Kern eine kleine, sehr zierliche Spindel mit einem öfters sehr deutlich aus zwei gleichen Längshälften zusammengesetzten Chromosom (Fig. 18, Taf. VII). Die Spindel besteht beiderseits aus je einer kräftigeren, offenbar zusammengesetzten Spindelfaser und einer einfachen Spindelfaser oder einem Paar solcher. Dann spaltet sich das Chromosom und die Theilstücke werden an die Pole gezogen (Fig. 17, 19, 20, Taf. VII). Die Theilung, welche diese kleinen Kerne hier ausführen, ist wohl als eine Trennung der beiden, schon in der Prophase des Mutterkernes durch Längsspaltung erzeugten Hälften des primären Chromosoms aufzufassen, welche Trennung, weil sie früher verhindert wurde, erst gleichzeitig mit dem zweiten Theilungsschritt der anderen Kerne vollzogen wird. — Während der Metakinese beginnen einige Fasern von der Spindel auszubiegen und es entsteht eine Strahlung, so dass von den fertig gebildeten kleinen Kernen Kinoplasmafasern nach allen Richtungen ausstrahlen, theils nach der Zellplatte, theils nach der Wand der Mutterzelle (Fig. 21, Taf. VII).

2. Die zuvor unter 2. besprochenen kleinen Kerne, welche bei der ersten Theilung aus je einem halben Chromosom entstanden sind, bilden bei der zweiten Theilung auch kleine Spindeln. Ein solcher Fall wird durch Fig. 16, Taf. VII veranschaulicht. Zwei kleine Spindeln liegen hier symmetrisch auf beiden Seiten der gerade verlaufenden Zellplatte. Eine kleine

Zellplatte ist zwischen der unteren Kernspindel und der benachbarten grösseren (nicht gezeichneten) Spindel entwickelt, was zuweilen vorkommt. Dass diese Spindeln aus Kernen von dem hier in Rede stehenden Typus hervorgegangen sind, wird schon durch ihre Lage offenbart.

Was aber an diesen kleinen Spindeln besonders auffallen muss, ist, dass sie nur je ein einfaches Chromosom besitzen. Ich habe mehrmals kleine Spindeln von solchem Baue gesehen, und obgleich ich nicht immer entscheiden konnte, ob sie wie die in Fig. 16, Taf. VII abgebildeten gelagert waren, so bin ich geneigt anzunehmen, dass sie alle den oben unter 2. besprochenen Kernen entstammen und also nur die Hälfte eines primären Chromosomes bekommen haben. Ich vermuthe, dass solche Spindeln keine Theilungen ausführen, sondern dass aus ihnen nur wieder je ein Kern entsteht. Ich erkläre mir auch so den in Fig. 23, Taf. VIII abgebildeten Fall, der den Zustand nach der zweiten Theilung darstellt. Die zwei von der Zellplatte getrennten Kernpaare waren wahrscheinlich schon vor dieser Theilung vorhanden, wie diejenigen in Fig. 12, Taf. VII.

Es mag vorkommen, dass die kleinen Kerne von diesem Typus unter Umständen ein anderes Schicksal erfahren. Sie sind, wie oben beschrieben, nach der ersten Theilung durch Verbindungsfäden mit den benachbarten Tochterkernen verknüpft. In diesen Verbindungsspindeln werden Zellplatten nicht angelegt, die eine Wiedervereinigung dieser kleinen Kerne mit den grossen definitiv verhindern könnten. Während der Prophasen der zweiten Theilung bleiben jene Verbindungsfäden ziemlich lange unverändert erhalten, und es hat den Anschein, als ob dieselben bestrebt wären, die kleinen Kerne in die resp. grossen hineinzuziehen (Fig. 15, Taf. VII). Es könnte auf diese Weise das abgetrennte Chromosom an der Bildung der Kernplatte des grossen Kernes theilnehmen, und die Unregelmässigkeit würde somit durch die zweite Theilung beseitigt werden. Ob dies nun wirklich geschieht, das weiss ich nicht sicher anzugeben. Nur kommt es mir vor, als wenn Kernspindeln von diesem Typus weniger zahlreich als die demselben Typus angehörenden kleinen Kerne gleich nach der ersten Theilung wären, und dies scheint ja dafür zu sprechen, dass einige derselben eingezogen werden.

Nachdem die zweite Theilung erfolgt ist, sind alle Kerne, grosse und kleine, von Strahlungen umgeben. Die Kerne, die nahe an

der Zellplatte liegen, senden Kinoplasmafasern nach derselben aus (Fig. 23, Taf. VIII). Wo Verbindungsspindeln zwischen angrenzenden Kernen nicht schon durch die Theilungsspindel vorgebildet sind, werden sie neu angelegt, und jetzt kommen in allen diesen Verbindungsspindeln Zellplatten zur Entwickelung, welche bald die Mutterzellwand erreichen, so dass alle Kerne in geschlossenen Zellräumen zu liegen kommen. Aus jeder Zelle wird dann ein Pollenkorn.

3. Die zuvor unter 3. beschriebenen sehr seltenen Fälle habe ich nicht weiter verfolgen können.

4. Solche Fälle, in welchen ein strangförmig gedehntes Chromosom zwischen den beiden Tochterkernen verläuft, sind auch bei der zweiten Theilung leicht aufzufinden. Es kommt auch vor, dass, während in den Tochterkernen die Chromosomen sich zur Bildung der Kernplatte anschicken, man auf beiden Seiten der primären Zellplatte je ein stabförmiges Chromosom findet, das von dieser Zellplatte ausgehend gegen den angrenzenden Zellkern verläuft. Es können alsdann Kinoplasmafasern beobachtet werden, die vom Kerne ausgehend an jenem Chromosome haften, gerade als ob sie sich bemühten, es in den Kern hinein zu ziehen (Fig. 28, Taf. VIII). Wenn dies gelänge, würde diese zweite Theilung hier ganz normal ausfallen.

Oft sieht man aber im Spindelstadium die beiden Chromosomen mit dem einen Ende an einem Punkte mitten an der Zellplatte befestigt, mit dem anderen Ende an die Kernplatte ansetzen. Sie können bei der Umlagerung der übrigen Chromosome an die entsprechenden Pole gezogen werden, ohne von der Zellplatte loszukommen (Fig. 29, Taf. VIII). In solchen Fällen findet man in der fertigen Tetrade in zwei benachbarten Zellen Chromatinstränge, die vom Kerne gegen die central gelegene Ecke der Zelle verlaufen.

Es scheint aber auch vorzukommen, dass solche Chromosomen bei der zweiten Spindelbildung sich von den Tochterkernen ablösen und selbstständig weiter entwickeln. In einem Präparate des zweiten Spindelstadiums fand ich nämlich zwei kleine Spindeln, welche der zwischen ihnen gelegenen Zellplatte dicht angeschmiegt lagen (Fig. 30, Taf. VIII). Sie waren dem Centrum der Mutterzelle genähert, und diese Lage deutete auf ihre Ueber-

einstimmung mit den in Fig. 26—28, Taf. VIII dargestellten Fällen hin. Die aus solchen Spindeln hervorgehenden Zellen müssen in der Tetrade central liegen und die Oberfläche nicht erreichen.

Unregelmässigkeiten bei der zweiten Theilung.

Die Theilung der normalen Tochterkerne scheint weit regelmässiger als die Theilungen der normalen Mutterkerne vor sich zu gehen. Dies hängt wohl davon ab, dass die Theilung der Chromosomen während der zweiten Prophase besser vorbereitet ist als während der ersten. Indess habe ich auch auf dem zweiten Spindelstadium in einigen Fällen nachgebliebene Chromosome gesehen, und einmal fand ich auch hier ein strangförmig gedehntes Chromosom.

Auf Unregelmässigkeiten dieser Art sind ohne Zweifel solche kleine Kerne zurückzuführen, die in den fertigen Tetraden zwischen einem Enkelkerne und dem Centrum der Tetrade gelegen sind. Ein solcher Fall ist in Fig. 31, Taf. VIII dargestellt. Der kleine Kern kann hier nicht bei der ersten Theilung entstanden sein, denn er wäre sonst gegen die Peripherie gedrängt worden; seine Bildung konnte nur bei der Trennung der beiden, im Bilde oberen Enkelkerne erfolgen.

Tangl[1]) sucht die überzähligen Zellen in den Tetraden von *Hemerocallis* durch nachträgliche Theilungen der Enkelzellen zu erklären. Solche Theilungen kommen aber thatsächlich nicht vor, und sind auch zur Erklärung dieser Erscheinungen nicht nöthig, da die hier beschriebenen unregelmässigen Theilungen dazu vollkommen ausreichen.

Das theoretische Interesse, dass sich an die hier behandelten kleinen Kerne von *Hemerocallis* knüpft, wurde schon von Strasburger hervorgehoben[2]). Jede Chromatinmasse, die sich in irgend einer Weise aus ihrer normalen Bahn verirrt hat, bekommt eine angemessene Portion von Kinoplasma und Trophoplasma. Sie kann

1) l. c., p. 73.
2) l. c., p. 500.

zum Kern einer besonderen Zelle werden, und dieser Kern kann in vielen Fällen eine selbstständige karyokinetische Theilung ausführen, wodurch die Kerne von zwei neuen, selbstständigen und sich mit Wänden umgebenden Zellen erzeugt werden. Diejenigen Eigenschaften, welche der Zelle als solcher zukommen, sind also nicht nur an die Gesammtheit der in einer Zelle vorkommenden Chromosomen, sondern auch an jedes einzelne dieser Chromosomen gebunden.

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Bilder sind mit Zeiss' Apochromat 2 mm gezeichnet; Fig. 8, 10, 11, 15, 17, 23, 28, 29, 30 mit Compens.-Ocular 4; Fig. 5, 7, 14 mit Compens.-Ocular 12; alle übrigen mit Compens.-Ocular 8.

Tafel VI.

Fig. 1. Prophase der ersten Theilung. Das Kinoplasma sammelt sich zu langen, geraden Fasern, die die Kernoberfläche tangiren. Das Trophoplasma ist in eine hellere und eine dunklere Zone differenzirt. — $\frac{1200}{1}$.

Fig. 2. Späteres Stadium derselben Prophase. Das Kinoplasma bildet eine Filzschicht, die die Chromosomen zusammendrängt, einen länglichen Centralkörper darstellend. — $\frac{1200}{1}$.

Fig. 3. Erste Spindel, eben fertig gebildet. Im Cytoplasma sind keine faserigen Elemente vorhanden. — $\frac{1200}{1}$.

Fig. 4. Diasterstadium mit anfangender Strahlung. — $\frac{1200}{1}$.

Fig. 5. Querschnitt einer Kernspindel gleich oberhalb des Aequators. Ausser Querschnitten von einigen Chromosomen sind Querschnitte von zusammengesetzten und einfachen Spindelfasern zu sehen. — $\frac{1800}{1}$.

Fig. 6. Spindel im Diasterstadium mit einem am Aequator zurückgebliebenen, unvollständig gespaltenen Chromosom. — $\frac{1200}{1}$.

Fig. 7. Zwei eben fertig gebildete Tochterkerne mit einem kleinen, ein Doppelchromosom enthaltenden Kerne am Aequator neben der Zellplatte. — $\frac{1800}{1}$.

Fig. 8. Zwei grössere und ein kleiner Kern, von einer Y-förmig gespaltenen Zellplatte getrennt. — $\frac{750}{1}$.

Fig. 9. Ein kleiner Kern, von seiner trichterförmigen Zellplatte umgeben. Oben und unten sind die abgeschnittenen Enden der grösseren Tochterkerne sichtbar. — $\frac{1200}{1}$.

Tafel VII.

Fig. 10. Diasterstadium mit zwei getrennten, aber nahe am Aequator verbliebenen Tochterchromosomen. — $\frac{600}{1}$.

Fig. 11. Zwei kleine, aus je einem Tochterchromosom entstandene Kerne, symmetrisch zur Zellplatte gelagert. — $\frac{750}{1}$.

Fig. 12. Zwei durch die erste Theilung entstandene Paare von kleinen Kernen, aus je einem Tochterchromosom gebildet. Zwischen den beiden Kernen eines Paares verläuft die Zellplatte. — $\frac{1200}{1}$.

Fig. 13. Prophase der zweiten Theilung. Oben ein grosser Tochterkern mit Filzschicht. Rechts unten ein kleiner Kern, ebenfalls in derselben Prophase, mit einem von einer Filzschicht umgebenen Doppelchromosom. Y-förmig gespaltene Zellplatte. — $\frac{1200}{1}$.

Fig. 14. Scheitelansicht eines Tochterkernes, dessen Chromosomen zur Spindelbildung vorbereitet und in je zwei zusammenhaftende Enkelchromosomen zerlegt sind. Die Anzahl der Chromosomen ist in diesem Kerne mindestens 18. — $\frac{1800}{1}$.

Fig. 15. Prophase der zweiten Theilung. Links zwei einfache Chromosomen, dem in Fig. 11 dargestellten Typus entsprechend, welche durch Kinoplasmafasern mit den grösseren Kernen verbunden sind. — $\frac{750}{1}$.

Fig. 16. Zweites Spindelstadium einer Pollenmutterzelle, deren rechte Hälfte weggelassen ist. Zwei kleine Spindeln von dem in Fig. 11 dargestellten Typus, doch ist die untere durch eine kleine Zellplatte von dem benachbarten grossen Kerne getrennt. Jede Spindel hat ein einfaches Chromosom, das von einer etwaigen Längsspaltung nichts erkennen lässt. — $\frac{1200}{1}$.

Fig. 17. Zweites Spindelstadium mit Y-förmig gespaltener Zellplatte. Zwei grosse und eine kleine Spindel, letztere mit zwei sich eben trennenden Chromosomhälften. Die Zellplatte zeigt doppelte, körnige Contouren. — $\frac{750}{1}$.

Fig. 18. Eine kleine Spindel mit Doppelchromosom. Die Spindel hat jederseits eine zusammengesetzte und eine einfache Kinoplasmafaser. — $\frac{1200}{1}$.

Fig. 19. Dasselbe. Metakinese mit beginnender Strahlung. — $\frac{1200}{1}$.

Fig. 20. Dasselbe. Dem Diaster entsprechendes Stadium mit Verbindungsspindel und Strahlungen. — $\frac{1200}{1}$.

Fig. 21. Dasselbe. Fertige Tochterkerne mit Strahlungen. — $\frac{1200}{1}$.

Tafel VIII.

Fig. 22. Die obere Hälfte einer Pollenmutterzelle nach der ersten Theilung. Nach aussen vom Tochterkern liegt ein kleiner Kern, zwischen beiden ist eine kleine Verbindungsspindel entstanden. — $\frac{1200}{1}$.

Fig. 23. Nach der zweiten Theilung. Oben und unten ist je einer der vier Enkelkerne sichtbar. Links zwei kleine Kerne von dem in Fig. 8 und 17 dargestellten Typus. Rechts zwei Kernpaare, die wahrscheinlich dem in Fig. 12 dargestellten Fall entsprechen, also das zweite Spindelstadium auf die in Fig. 16 abgebildete Weise ohne Theilung durchlaufen haben. Aus diesem Complexe würde eine zehnzellige Gruppe hervorgehen. — $\frac{750}{1}$.

Fig. 24. Scheitelansicht einer Tochterzelle mit zwei starken Vorsprüngen, die zwischen sich eine Verbindungsspindel mit Zellplattenanlage erzeugt haben. — $\frac{1200}{1}$.

Fig. 25. Tochterkerne mit Strahlungen. Von dem oberen Kerne sind nur zwei Vorsprünge sichtbar, welche zwischen sich eine Verbindungsspindel gebildet haben. — $\frac{1200}{1}$.

Fig. 26. Erstes Diasterstadium mit einem Chromosompaare, das sich nicht trennen will und daher strangförmig ausgedehnt wird. — $\frac{1200}{1}$.

Fig. 27. Tochterkerne mit strangförmig ausgedehnten Chromosomen, welche Kinoplasmastrahlungen erhalten haben. — $\frac{1200}{1}$.

Fig. 28. Prophase der zweiten Theilung, als weiterer Entwickelungszustand der in Fig. 26 und 27 dargestellten Fälle. Die an der Zellplatte haftenden Chromosomen scheinen durch Kinoplasmafasern nach den Tochterkernen gezogen zu werden. — $\frac{750}{1}$.

Fig. 29. Zweites Diasterstadium. Weitere Entwickelung der in Fig. 26—28 dargestellten Fälle. Die an der Zellplatte noch haftenden Chromosomen werden strangförmig gegen die Pole hin gedehnt. — $\frac{750}{1}$.

Fig. 30. Zweites Spindelstadium. Weitere Entwickelung der in Fig. 26—28 dargestellten Fälle, anders als in der vorigen Figur. Die an der Zellplatte haftenden Chromosomen haben sich von den grösseren Kernen losgelöst und selbstständige kleine Spindeln mit je einem Chromosom gebildet. — $\frac{750}{1}$.

Fig. 31. Enkelkerne mit angelegten Zellplatten, die noch nicht die Mutterzellwand erreicht haben. Die horizontal gehende Zellplatte ist die bei der ersten Theilung entstandene. Der kleine, links oben gelegene Kern ist wahrscheinlich während der zweiten Theilung, bei der Trennung der beiden oberen Enkelkerne, entstanden. — $\frac{1200}{1}$.



Beobachtungen über Kerntheilung bei *Chara fragilis*.

Von

Bronisław Dębski.

Mit Tafel IX und X.

Obwohl schon im Jahre 1880 in Folge der Arbeiten von Schmitz[1]) und Strasburger[2]) als nachgewiesen gelten konnte, dass bei den Characeen, wenigstens in der Vegetationsspitze, die Kerntheilung auf karyokinetischem Wege erfolgt, und die directe Kerntheilung auf die Internodialzellen beschränkt ist, so sind doch in einer wenig später erschienenen Arbeit von Johow[3]) diese Angaben bestritten und für die Kerne der Vegetationsspitze ein anderer Theilungsmodus angenommen worden; es sollte nämlich der Kern verschwinden, der Nucleolus in Chromatinkrümel zerfallen, und durch Verklebung der letzteren und durch Verdichtung des Plasmas in deren Umgebung die Tochterkerne entstehen; die Ausbildung einer Spindel wurde dabei in Abrede gestellt (p. 732—36). Dieser Kerntheilungsmodus sollte ein Uebergangsglied zwischen der indirecten und der directen Kerntheilung darstellen.

Diese höchst sonderbaren Angaben Johow's erklären sich sehr einfach dadurch, dass Johow, wie dies schon durch Zacharias[4]) nachgewiesen wurde, und wie auch aus dem Vergleich seiner Zeichnungen und seiner Beschreibung mit den thatsächlichen Verhältnissen mit voller Sicherheit hervorgeht, die eigentliche Substanz der Chromosomen, das Chromatin, gar nicht gesehen hat und als

---

1) Schmitz, Ueber die Zellkerne der Thallophyten, p. 21—22.

2) Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung, Jena 1880, p. 194—195, 228.

3) Johow, Ueber die Zellkerne von *Chara foetida*. (Botan. Zeitung 1881, p. 729 f.)

4) Zacharias, Ueber den Nucleolus. Botan. Zeitung 1885, p. 291.

Chromatin nur die Nucleolarsubstanz bezeichnete, und dass dazu noch die Aster-, Metakinesis- und Diaster-Stadien in seinem Material entweder fehlten oder übersehen wurden, so dass alle seine Bilder entweder ruhende Kerne oder höchstens das Zellplattenstadium darstellen. Wenn man in seine Beschreibungen statt Chromatin Nucleolarsubstanz oder Nucleolen setzt, so sind sie ziemlich genau und die Abbildungen ganz brauchbar. Alle Schlüsse aber, welche er aus diesen Befunden zieht, sind in Folge seiner irrigen Annahme selbstverständlich unrichtig.

Da aber dieser fundamentale Irrthum Johow's nicht immer erkannt und der Kerntheilungsmodus bei den Characeen von vielen Forschern, wie z. B. von Migula, als nicht sicher gestellt bezeichnet wurde, so unternahm Kaiser[1]) in einer vor Kurzem erschienenen Arbeit, diese Verhältnisse klar zu stellen, und es ist ihm gelungen, die alten Angaben von Strasburger und Schmitz zu bestätigen.

Die Angaben Kaiser's sind ziemlich ausführlich und im Grossen und Ganzen zutreffend, es ist nur störend, dass er als Chromatin nicht nur die Substanz der Chromosomen, sondern auch die Nucleolen bezeichnet. Da er aber augenscheinlich das Hauptgewicht auf den Nachweis der Karyokinese als solcher legte, so hat er manche interessante Einzelheiten des Vorganges übersehen. Auch haben ihn die in Folge zu rascher Entwässerung oder der Benutzung des Xylol zur Paraffineinbettung entstandenen Schrumpfungsproducte und auch vielleicht (so weit aus den Abbildungen zu schliessen ist) die Mangelhaftigkeit seiner Objective (Kaiser erwähnt gar nichts über die Beschaffenheit seiner optischen Hilfsmittel) zu manchen irrthümlichen Angaben und Schlüssen geführt. Ich fühle mich daher veranlasst, hier die Ergebnisse meiner Untersuchungen mitzutheilen, welche ich über diesen Gegenstand auf Veranlassung von Herrn Prof. Strasburger während des Sommers 1896 unternommen habe, mit dem Ziele, die Angaben Kaiser's über das Vorhandensein und Verhalten der Centrosomen bei den Characeen zu prüfen.

Ich muss noch bemerken, dass schon vor dem Erscheinen der Arbeit Kaiser's die Karyokinese in den Fäden der Antheridien

---

1) Kaiser, Ueber Kerntheilungen der Characeen. (Botan. Zeitung 1896, p. 61.)

von *Chara* durch Belajeff und Schottländer beobachtet und beschrieben wurde. Die Angaben Schottländer's[1]) beschäftigen sich hauptsächlich mit dem Verhalten gegenüber der Rosen'schen Färbung (Säurefuchsin-Methylenblau) und mit den Centrosomen. Auf die Einzelheiten seiner Angaben werde ich später eingehen. Die Beschreibung der Karyokinese bei Belajeff[2]) ist ziemlich flüchtig und in einigen Einzelheiten ganz ungenau. So haben auch in den Antheridien von *Chara* die Chromosomen nicht die Form von „ziemlich grossen Körnchen", welche ihnen Belajeff zuschreibt; sie sind lange Schleifen. Die Zeichnungen sind äusserst schematisch. Viel wichtiger ist die Bemerkung in einer anderen Arbeit Belajeff's[3]), dass die Spaltung der Chromosomen bei der Karyokinese auch bei *Chara* nach dem Rabl'schen Schema erfolgen soll, ähnlich wie dies Belajeff in derselben Arbeit für *Larix* beschrieben hat. Schliesslich finden wir bei Zimmermann[4]) ausser einer Zusammenstellung der bis jetzt bekannten Thatsachen über die Kerntheilung bei Charen auch auf Grund eigener Untersuchungen gemachte Angaben über das Vorkommen von Zerfallproducten der Nucleolen im Plasma während der Karyokinese.

Das Material zu diesen Untersuchungen wurde von einer *Chara*-Species geliefert, welche in einem Bassin des botanischen Gartens in Bonn wächst und sich nach der Berindung und den Antheridien und Oogonien mit voller Sicherheit als *Chara fragilis* Desv. bestimmen liess. Als Fixirungsmittel wurden das Flemming'sche und die kochende und kalte Pikrin-Essigsäure nach Boveri angewandt, aber die Pikrin-Essigsäure-Präparate waren ziemlich schlecht fixirt; namentlich von der Spindel war fast nichts zu sehen. Von stärkerem Flemming'schem Gemisch wurden die Präparate zu sehr geschwärzt und brüchig gemacht, so dass ich schliesslich nur das stärkere Flemming'sche Gemisch mit dem vierfachen Volum destillirten Wassers verdünnt anwendete. Gefärbt habe ich mit Safranin-Gentiana-Orange; Biondi's Gemisch, Eisenalaun-Hämatoxylin und Lithioncarmin-Bleu de Lyon, aber gute Präparate bekam ich

1) Schottländer, Beiträge zur Kenntniss des Zellkerns und der Sexualzellen bei Kryptogamen. (Cohn's Beiträge, Bd. 6, p. 290.)

2) Belajeff, Ueber Bau und Entwickelung der Spermatozoiden der Pflanzen. (Flora 1894, Bd. 79, p. 30—32.)

3) Belajeff, Zur Kenntniss der Karyokinese bei den Pflanzen. (a. a. O., p. 440.)

4) Zimmermann, Die Morphol. und Physiol. d. pflanzl. Zellkerne, Jena 1896, p. 141—142.

nur mit Eisenalaun-Hämatoxylin und besonders mit Safranin-Gentiana-Orange nach Flemming; in Carmin z. B. waren die Schnitte selbst nach drei Tagen nur sehr schwach gefärbt und färbten sich, in Bleu de Lyon übertragen, bald ganz gleichmässig blau. Das Material habe ich 24 Stunden in der Fixirungsflüssigkeit liegen lassen, später 1—2 Stunden im fliessenden Wasser ausgewaschen (bei Pikrin-Essigsäure habe ich 15 Minuten in Wasser, dann in oft gewechseltem, steigendem Alkohol einige Tage), dann in 10proc., 15proc., 20proc., 30proc., 50proc., 75proc., 90proc. und absoluten Alkohol übertragen und in jedem ca. 12 Stunden gelassen, schliesslich durch Chloroform-Alkohol und Chloroform in Chloroform-Paraffin übergeführt. Das Chloroform-Paraffin stellte ich für einige Tage oben auf den Trockenschrank, wo das Chloroform langsam verdunstete, und später bettete ich in reines Paraffin von 52° C. Schmelzpunkt ein. Die eingebetteten Objecte wurden auf dem Mikrotom in 5 μ dicke Schnitte zerlegt, die Schnitte mit destillirtem Wasser, welchem etwas Eiweiss beigemengt wurde, auf dem Objectträger aufgeklebt und dann die Präparate auf dem Trockenschrank getrocknet. Schliesslich wurde das Paraffin durch Xylol entfernt, das Xylol in Alkohol ausgewaschen, und die Schnitte gefärbt. In Safranin wurden sie gewöhnlich 2—3 Stunden, in Gentiana-Violett 30 Minuten und in Orange 2—3 Minuten belassen, und schliesslich durch absoluten Alkohol und Nelkenöl in Canadabalsam übergeführt. Bei der Eisenalaun-Hämatoxylin Färbung blieben die Schnitte zwölf Stunden in Eisenalaun, dann zwei Minuten in Wasser und zwölf Stunden in Hämatoxylin, später wurden sie in Wasser abgespült und wieder 20—30 Minuten in Eisenalaun differenzirt. Untersucht wurden die Präparate mit einem Apochromat von Zeiss von 2 mm Brennweite und 1,3 Apertur. Die Zellen der Vegetationsspitze der Characeen sind dicht mit einem vacuolenfreien Plasma erfüllt, welches eine deutlich schaumige Structur zeigt. Die blasser gefärbten Hohlräume sind bei stärkerer Vergrösserung (1500mal) sehr deutlich zu erkennen und ziemlich gross (Fig. 30, Taf. X), in der Mitte der Zelle deutlich grösser als an der Peripherie; die Wände dieses Netzes sind ziemlich dick und zeigen deutlich eine körnige Structur. An vielen Stellen sind, wahrscheinlich in Folge des Gerinnungsprocesses beim Fixiren, diese Wände zerrissen oder klumpenartig verdickt, aber die netzförmige Anordnung der Wände ist trotzdem sehr deutlich. In diesem Plasma ist ein grosser, selten runder (Fig. 1, Taf. IX), gewöhnlich elliptischer oder flach gedrückter

(Fig. 29a—31, Taf. X) Kern eingelagert, welcher in dem Ruhestadium selten zwei, gewöhnlich nur einen grossen Nucleolus enthält. Der Nucleolus ist fast immer von einem ziemlich grossen farblosen Hofe umgeben, welcher aber mit voller Sicherheit als Schrumpfungsproduct des Nucleolus und nur zum Theil des Kerngerüstes bei der Fixirung zu betrachten ist[1]. Wenigstens habe ich mich bei den Rhizoiden von *Chara* direct unter dem Mikroskop überzeugt, dass in den lebendigen Kernen ein solcher Hof gar nicht existirt, aber schon nach wenigen Secunden sich zeigt, wenn man statt des Wassers, selbst ein sehr verdünntes Flemming'sches Gemisch zu den Rhizoiden setzt; und durch Messungen habe ich festgestellt, dass dieser Hohlraum wenigstens zum grössten Theile durch Schrumpfung des Nucleolus und nicht des Kerngerüstes entsteht. Ich glaube nicht, dass er in Folge von Wasserentziehung gebildet wird, denn weder bei der Plasmolyse lebendiger, noch beim Zusatz von 5 proc. Salpeterlösung zu den todten Rhizoiden tritt ein solcher Hohlraum auf, während selbst ein sehr verdünntes Flemming'sches Gemisch ihn erzeugt. Es ist daher wohl anzunehmen, dass dieser Hof eine Folge des Gerinnungsprocesses ist. Der helle Hof aber, welchen Schmitz[2] und Kaiser[3] um den Kern beobachtet haben, entsteht erst bei der Entwässerung im Alkohol oder bei der Paraffineinbettung; man bekommt ihn fast immer, wenn man wie Kaiser Xylol statt Chloroform benutzt, oder wenn man die Entwässerung nicht ganz allmählich vollzieht; bei sorgfältiger Behandlung erhält man aber keine Spur eines solchen Hofes.

Im Innern enthält der Nucleolus meist mehrere ziemlich grosse Vacuolen, nur sehr selten sieht er homogen aus; der gewöhnlichste Typus ist der der Fig. 1, Taf. IX, wo in Folge mehrerer polyedrischer Vacuolen die Nucleolarsubstanz nur auf die Peripherie und die dünnen Wände zwischen diesen Vacuolen reducirt ist; doch sind hier die Vacuolen nie so entwickelt wie im Nucleolus der Rhizoiden, wo sie ausser der peripherischen Hülle nur eine Art Kerngerüst übrig lassen (Johow, Zellkerne d. Characeen, l. c., Taf. VII, Fig. 25). An der Peripherie ist der Kern von dem Plasma durch eine deutliche Membran abgegrenzt, welche sich mit Orange stärker als das Cytoplasma färbt. Der Raum zwischen dieser Membran und

1) Vergl. Zimmermann, Morphol. und Physiol. des pflanzl. Kernes, p. 40, welcher anderer Ansicht ist.

2) Zellkerne der Thallophyten, p. 24.

3) Kerntheilung der Characeen, p. 67.

dem Nucleolus wird durch das Kerngerüst eingenommen, welches sich mit Safranin-Gentiana-Orange rein blau färbt. Nur bei den Kernen langsam wachsender Vegetationsspitzen ist dieses Gerüst ziemlich undeutlich und der Raum feinkörnig, gewöhnlich ist es sehr deutlich ausgebildet als ein Netzwerk, dessen Fäden an einzelnen Stellen dicker und stärker gefärbt sind (Fig. 1, Taf. IX). In Folge dessen, dass bei den Characeen die Kerne im Verhältniss zu ihrer Grösse ziemlich chromatinarm sind, ist diese Structur des Kerngerüstes ziemlich gut zu sehen. Die Maschen dieses Netzes sind enger und die Wände dicker als im Protoplasma. Es ist aber im Kern deutlich eine fibrilläre und nicht, wie im Plasma, eine schaumige Structur vorhanden: die Wände des Netzes convergiren weder bei tieferen noch höheren Einstellungen des Objectives, es kommen vielmehr dabei im Innern der Maschen neue Striche und Punkte, als Durchschnitte neuer Fäden, zum Vorschein.

Ausserhalb des Kernes liegt noch im Protoplasma eine kleine oder grössere Anzahl sich ebenso stark roth, wie die Nucleolen, färbender Körper. Bei jungen Zellen des Scheitels und der ganz jungen Blattanlagen sind sie zahlreicher als in den Zellen der älteren, beinahe ausgebildeten Blätter und der jungen Stengelrinde. Es sind entweder grössere, mehr oder weniger kugelförmige Körper oder unregelmässige Ansammlungen kleinerer Körnchen, oder schliesslich ganz winzige Körnchen. Sie sind vielfach mit einem weniger intensiv gefärbten Plasma umgeben; dieser Hof ist aber kein Schrumpfungsproduct, denn er geht ganz allmählich in das übrige Plasma über und ist deutlich gefärbt. Sehr häufig liegen diese Körper paarweise in demselben Hof. Kaiser (p. 69) bezeichnet sie in Folge ihrer verschiedenen Grösse, Mangels von Plasmastrahlung und starker Tingirbarkeit als Altmann'sche Granula, womit aber nicht viel gesagt ist. Er giebt auch das Vorhandensein von Centrosomen an (p. 69) und bildet sie selbst ab (Fig. 32). Es sollen ihrer immer zwei nahe beieinander in einem hellen Hof in der Nähe der Kernmembran liegen. Man beobachtet in der That nicht selten solche Bilder von zwei kleinen kugeligen Körpern in einem hellen Hofe, doch leider vielfach in Mehrzahl in derselben Zelle, und nicht nur in der Nähe der Kernmembran, sondern auch ganz weit vom Kerne im Plasma. Kaiser aber giebt als Unterschiede zwischen diesen Centrosomen und seinen Granula nur die regelmässige Kugelgestalt und den peripheren Hof an; die Plasmastrahlung soll um diese Centrosomen nicht bemerkbar sein. Es ist

also gar keine Möglichkeit, einzelne von diesen Körpern als Centrosomen zu bezeichnen. Will man es thun, so muss man vorher Unterscheidungsmerkmale ausfindig machen. Man könnte sie noch als Leucoplasten in Anspruch nehmen, aber dazu ist ihre Grösse allzu variabel, auch vielfach viel zu bedeutend, und ihre Tinction eine ganz andere als die der Chloroplasten; dazu müssten sie wohl in den älteren Zellen zahlreicher und nicht seltener werden. Schon in ihrer Gestalt, ihrer starken Tingirbarkeit in Safranin und vielfach auch durch den Besitz von kleinen Vacuolen zeigen sie nähere Beziehungen zu den Nucleolen, so dass ich keinen Anstand nehme, sie mit den extranuclearen Nucleolen von Zimmermann[1]) zu identificiren. Derselben Ansicht ist in seiner neuesten Publication[2]) auch Zimmermann. Ich werde weiter unten noch vielfach auf diese Körper zurückkommen. Man muss aber von diesen rothen Körpern andere ebenfalls rothe Körper (Fig. 5, Taf. IX), von Gestalt unregelmässiger Stäbchen und Stäbchenaggregate unterscheiden, welche sich übrigens im Plasma der jüngeren Zellen nur selten finden und hauptsächlich in den älteren Stengelinternodien in grosser Zahl vorhanden sind. Sie sind auch nie von einem helleren Plasma umgeben.

Wenn die Zelle sich theilen soll, so werden allmählich die Maschen des Kerngerüstes immer weiter, die Fäden immer dicker und stärker tingirbar (Fig. 2, Taf. IX), bis schliesslich die Maschen ganz verschwinden und das Netzwerk in einen deutlichen, vielfach gewundenen Faden übergeht. Die Biegungen und Windungen dieses Fadens werden immer weniger zahlreich, der Faden immer kürzer und dicker und immer stärker cyanophil, und es kommt schliesslich zu der Gestalt, wie sie in Fig. 3, Taf. IX dargestellt ist. In diesem Stadium kann man sich vielfach mit ziemlich voller Sicherheit überzeugen, dass hier ein gewundener continuirlicher Faden vorliegt, denn der Faden ist im Verhältniss zur Grösse des Kernes ziemlich kurz und der Kernsaft bleibt selbst bei starker Tinction des Fadens farblos. Der Umriss des Fadens ist wellig und zackig und dieser scheint auf den ersten Blick aus abwechselnd dunkleren und helleren Scheibchen zusammengesetzt zu sein, aber bei genauerer Untersuchung stellt es sich bald heraus, dass dieses Bild dadurch

1) Ueber das Verhalten der Nucleolen während der Karyokinese. (Beiträge zur Morphol. u. Physiol. d. Pflanzenzelle, Bd. II.)

2) Morphol. und Physiol. d. Zellkerns, p. 142.

hervorgerufen wird, dass der Faden flach bandförmig und eng um seine Achse gedreht ist. In wie weit dies ein natürliches Vorkommniss ist, lässt sich nicht entscheiden, denn eine solche Drehung ist eine nothwendige Folge der Wasserentziehung und der dadurch hervorgerufenen Verkürzung bei jedem bandförmigen Körper, dessen Mitte anders beschaffen ist als die Ränder, und hier sehen wir wirklich, dass in der Mitte des Fadens in dem ganzen Verlauf kleine rothviolett gefärbte Kügelchen, die Chromatin-Kugeln, eine Reihe bildend, eingelagert sind. Der Durchmesser dieser Kugeln ist höchstens die Hälfte des Durchmessers des Fadens, und ihre Entfernung von einander drei- bis viermal so gross wie ihr Durchmesser. Sie sind also ganz in dem Lininfaden eingebettet und kommen in keinem Punkte mit dessen Oberfläche in Berührung. Nur wenig später (Fig. 4, Taf. IX) sieht man an einzelnen Stellen, wo der Faden nicht so stark spiralig gedreht ist, ganz deutlich zwei Reihen von Kügelchen nebeneinander, aber keine Spur einer Spaltung des Fadens.

Die Kernmembran ist während dieser ganzen Zeit stets sehr deutlich; die Nucleolen spalten sich gewöhnlich schon früh in zwei Hälften (Fig. 2, 3, 4, Taf. IX) und bekommen vielfach unregelmässige Gestalten, später werden sie allmählich immer kleiner. Zerfallproducte der Nucleolen habe ich im Innern des Kernes nie beobachtet. Ausser den Nucleolen und dem Chromatinfaden war im Innern des Kernes in meinen Präparaten nichts mehr zu sehen. Im Plasma konnte ich beobachten, dass in den älteren Zellen, wo die Zahl der nucleolenartigen Körper kleiner ist, die Zahl derselben während dieser Periode deutlich sich vermehrt hat, in den jüngeren war ihre Zahl von vornherein zu gross, um eine Zunahme deutlich erkennen zu lassen.

Zur Zeit der Spaltung der Chromatinkugeln durchzieht der Faden noch ziemlich gleichmässig den ganzen Kernraum. Später legen sich seine Windungen mehr an die Oberfläche des Kernes, und nur wenige Windungen durchziehen die Kernhöhle. Der Faden wird dabei noch viel kürzer und dicker, seine Oberfläche ziemlich glatt, die Tingirbarkeit wird noch viel stärker, aber noch ziemlich rein cyanophil, von der spiraligen Drehung ist bald nichts mehr zu bemerken, die Chromatinkugeln werden auch bald nicht mehr nachweisbar. Die Windungen des Fadens verlaufen jetzt an der Oberfläche, meist ziemlich regelmässig parallel zu einander und perpendikular zur Längsachse des Kernes. Vielfach kann man

sehen, dass alle Umbiegungen an zwei gegenüber liegenden Stellen erfolgen. An einer dieser beiden Stellen findet gewöhnlich bald darauf die Trennung des Fadens in die einzelnen Segmente statt (Fig. 6, 7, Taf. IX). Es folgen hier also die einzelnen Fadensegmente in ihrem Verlauf dem Rabl'schen Schema. Auf diesem Stadium lassen sich in einigen Fällen feine, blasse Stränge zwischen den einzelnen Chromosomen, auch zwischen denselben und der Kernwand bemerken. Wiederholt war zu beobachten, dass der Nucleolus oder einige der noch übrig gebliebenen Nucleolen unregelmässige Gestalten erhielten und pseudopodienähnliche Stränge trieben (Fig. 6, Taf. IX). In einem späteren Stadium liegen die Centrosomen nicht mehr so regelmässig, sie zeigen sich vielmehr in der Aequatorialebene des Kernes zusammengedrängt (Fig. 8, Taf. IX) oder an einigen Stellen angehäuft (Fig. 9, Taf. IX). Ob dies durch die Thätigkeit der früher erwähnten Stränge geschieht, kann ich nicht bestimmt sagen. Die Chromosomen fangen jetzt an, sich nicht mehr rein blau, sondern immer mehr roth zu färben. Sie werden erst wieder blau im Dispiremstadium. Im Plasma ist auch am Ende dieses Stadiums noch nichts Besonderes zu sehen, höchstens sind die Wände der Protoplasmakammern in einigen Fällen radial angeordnet und die Kammern selbst in dieser Richtung verlängert.

Die Kernmembran wird jetzt undeutlich und bald verschwindet sie ganz; die Kernhöhle zeigt sich trotzdem noch sehr deutlich, als eine hellere, bläuliche Stelle in dem blassbraunen Plasma. Die Nucleolen lösten sich schon früher im Kern auf oder es wurden ihre Reste in das Plasma ausgestossen, wo sie dann stets als grössere Kugeln, welche in der Nähe der Kernhöhle liegen, leicht zu unterscheiden sind. Der Chromatinfaden ist gewöhnlich zur Zeit des Schwindens der Kernmembran schon in einzelne Chromosomen zerlegt, aber es sind vielfach einzelne Chromosomen doppelt so lang als die anderen, und ihre Zahl entspricht noch nicht derjenigen, welche der Aequatorialplatte zukommt (Fig. 9 und 8, Taf. IX). In einigen Fällen (Fig. 10, Taf. IX) zeigte ein Kern, von dessen Membran nichts mehr zu sehen war, den Chromatinfaden ganz im Aequator zusammengedrängt, aber erst im Beginn der Segmentirung.

Das Stadium gleich nach dem Verschwinden der Kernmembran konnte ich nur in zwei Fällen deutlicher beobachten (Fig. 11, 12,

Taf. IX). Die Chromosomen zeigen sich dann nach der Mitte zusammengedrängt und liegen innerhalb eines helleren Feldes, dem Rest der Kernhöhle; die nucleolenartigen Körper des Plasmas sind an den Polen der Figur angesammelt; im Protoplasma sieht man einen allerdings ziemlich undeutlichen Wirrwarr von Fasern, in der Nähe der Chromosomen die ersten Anlagen der Spindel, deren Fasern hier (Fig. 12, Taf. IX) ziemlich deutlich schon zweipolig angeordnet sind. Wie dann die Chromosomen in die Aequatorialplatte gelangen, kann ich nicht angeben, da mir die Zwischenstadien fehlen.

In der Seitenansicht des Asterstadiums (Fig. 13—16, Taf. IX) sieht man, dass die Chromosomen V- oder U-förmig sind und ihren Winkel nach dem Centrum, ihre Schenkel entweder beide mehr oder weniger radial nach aussen, oder den einen radial, den anderen nach einem der beiden Pole der Spindel richten. Dies ist aber nur an oberflächlich gelegenen Chromosomen deutlich zu sehen; die tiefer befindlichen bilden in der Aequatorialplatte ein unentwirrbares Geflecht, aus welchem nach den beiden Polen zu die Enden einiger Chromosomen ausstrahlen. Wenn man nur solche Seitenansichten betrachtet und dabei nicht sehr starke Vergrösserungen benutzt, so dass der optische Durchschnitt statt einer sehr dünnen Ebene, die Bilder mehrerer aufeinander lagernder Chromosomen aufweist, so kann man wirklich zu der Meinung kommen, wie sie Kaiser in den folgenden Sätzen vertritt (p. 71): „die Chromosomen sind hakenförmig mit ihren kürzeren Enden gegeneinander gekrümmt und liegen dicht aneinander. Bei schwächerer Vergrösserung erhält man den Eindruck zweier wellenförmig ineinander greifenden Linien.“ Seine Zeichnungen sind zu klein und zu undeutlich, um selbst diese Behauptung deutlich zu erweisen. Und diese Behauptung ist auch nicht zutreffend, wie das eine Polansicht sofort zeigt (Fig. 17, 18, Taf. IX). Die Chromosomen zeigen sich alsdann deutlich innerhalb einer breiten Ebene in mehreren Kreisen concentrisch gelagert; die meisten strecken beide Arme in dieser Ebene aus und richten ihren Winkel mehr nach dem Centrum, andere heben einen oder beide Arme über diese Ebene hinaus. Letztere stellen sich in der Zeichnung als gerade Linien oder kürzere Hufeisen dar. Ineinandergreifen findet nur an ganz vereinzelten Stellen statt. Kaiser hat zwar eine Polansicht abgebildet (seine Fig. 18), sie aber als Spirem gedeutet. — Die Chromosomen färben sich in diesem

Zustand stark roth und sind sehr schwer auszuwaschen, selbst in sonst ganz farblosen Präparaten sind sie noch sehr intensiv gefärbt und undurchsichtig, so dass man in ihnen gar keine Structur erkennen kann. Die Zahl ist hier noch stets die gleiche, von Spaltung habe ich trotz eifrigen Suchens nichts bemerkt.

In der Seitenansicht eines solchen Asterstadiums sieht man weiter, dass von jedem Ende der Chromosomen je eine dicke Spindelfaser nach den beiden Polen verläuft; ausserdem habe ich in einigen Fällen deutlich gesehen, dass eine dritte Faser sich an den Schleifenwinkel ansetzt, was später bei der Metakinese sehr deutlich wird. Die Gestalt der Spindel ist sehr verschieden, je nach den Raumverhältnissen der Zelle. Bei der Theilung einer Segmentzelle in eine Knoten- und eine Internodialzelle kommt die Spindel in die Querachse der Zelle zu stehen und ist deshalb breit, von oben und unten plattgedrückt, und sehr stumpf; bei der Abgliederung von peripherischen Zellen von der Knotenzelle ist sie lang und ziemlich spitz. Es liess sich aber auch dann nur selten beobachten, dass alle Spindelfasern in einem Punkte zusammenliefen (Fig. 14, Taf. IX), gewöhnlich sind die Pole der Spindel stumpf. Häufig lassen sich die Spindelfasern bis an die Zellwand verfolgen (Fig. 15, Taf. IX), so dass es wahrscheinlich wird, dass sie sich dort ansetzen; in anderen Fällen endigt die Spindel mehrspitzig, indem die Fasern nach einigen von den nucleolenartigen Körpern convergiren (Fig. 13, 16, Taf. IX). Kaiser vermuthet dann die Existenz mehrerer Centrosomen (p. 73), aber auch in diesem Falle liegen in der Nähe andere eben solche Körper, an welche sich keine Fasern ansetzen. Es sammeln sich überhaupt während des Asterstadiums fast alle diese Körper um die Spitze der Spindel. In einigen Fällen (Fig. 13, Taf. IX) sieht man, dass einzelne Fasern in der Nähe dieser Körper dicker und stärker gefärbt sind als die anderen. Die ersten Stadien des Auseinanderweichens der Tochterchromosomen habe ich hier nicht deutlich gesehen; ich kann nur nach der Analogie mit den Antheridienkernen und auf Grund einiger hier beobachteter Bilder vermuthen, dass auch hier die Spaltung an den Enden der Schenkel beginnt. Diese Enden der Tochterchromosomen werden zuerst nach den Polen gerichtet, dann findet aber eine stärkere und schnellere Anziehung der Winkel der V-förmigen Chromosomen nach den Polen statt, so dass alsbald diese Winkel nach den Polen, die Schenkel nach dem Aequator

gerichtet sind, letztere freilich an ihren äussersten Enden häufig wieder ein wenig nach den Polen sich umgebogen zeigen. Diese Anordnung stellt sich in den späteren Stadien der Metakinese und während des Diasters ohne Ausnahme ein (Fig. 18—20, 23, 24, Taf. IX). Zwischen den entsprechenden Enden der Tochterchromosomen sind immer deutliche und dicke Verbindungsfasern zu sehen. Die meisten nucleolenartigen Körper bewegen sich während der Metakinese von beiden Seiten her gegen den Ort der späteren Zellplattenbildung (Fig. 21, Taf. IX) und verschmelzen dabei nicht selten während des Diasterstadiums miteinander zu unregelmässigen Kugeln, Klumpen und Fäden, welche aber nicht wie die Chromosomen violett, sondern roth sich färben (Fig. 25, 26, Taf. IX). Zuweilen bleiben nur einige wenige an den Polen (Fig. 24—27, Taf. IX). Die Spindelfasern werden in der Nähe dieser Körper nicht selten stärker tingirt und erscheinen dicker, ausserdem bilden die Fasern in der Aequatorialebene vielfach stärker tingirbare Anschwellungen, welche auf kleinere oder grössere Strecken miteinander verschmelzen (Fig. 23, 24, Taf. IX). Zur Zellplattenbildung stehen diese Verdickungen nicht in Beziehung, denn diese erfolgt erst viel später, nachdem die Verdickungen schon seit längerer Zeit verschwunden sind. Das Diasterstadium weist Anfangs eine ähnliche Anordnung und Gestalt der Chromosomen wie das Asterstadium auf (Fig. 21—27, Taf. IX). Später rücken in den engen Zellen die Chromosomen immer näher an die Zellwand oder aneinander, falls die Enden der Spindel frei liegen, und gehen allmählich in das Dispirem und dann in das Gerüst der ruhenden Kerne über. In dem ersten Falle, wenn die Spindelenden bis zur Zellwand reichen, entstehen ganz flache, scheibenförmige (Fig. 29a, 29b, Taf. X), in dem zweiten Falle, wenn die Enden der Spindel frei liegen, kugelförmige Tochterkerne. Es scheint mir dies anzudeuten, dass die Spindelfasern im ersten Falle wirklich an der Wand angeheftet sind, und dass die scheibenförmige Gestalt der Tochterkerne zu dem stumpfen Ende der Spindel in Beziehung steht. — Die jungen Kerne sind gewöhnlich gross und chromatinarm und deshalb schwach gefärbt, das Gerüst oberflächlich gelegen und spärlich (Fig. 29a, 29b, Taf. X). Die Breite der Spindel stellt in den meisten Fällen auch bei den flachgedrückten Spindeln nur annähernd die Hälfte der Zellenbreite dar; es werden deshalb, um die Anlage der Zellplatte zu ermöglichen, während des Diasters und des Dispirems neue Spindelfasern von den Polen gegen die Peripherie der Aequatorialebene ausgesandt, wobei man vielfach bemerken kann, dass die

Enden dieser Fasern verdickt und stärker gefärbt sind und dass an den Enden kleine rothe Körperchen liegen. Es macht so den Eindruck, als ob die Fasern aus diesen Körperchen ausgesponnen wären. Andere solche Körper, welche sich früher in der Ebene der späteren Zellplatte angesammelt haben, verschmelzen miteinander zu grossen, gewöhnlich kugelförmigen, selten band- oder ringförmigen Gebilden; wenigstens liegen dort später immer statt der zahlreichen kleinen Körper nur diese grossen vor (Fig. 29a, 29b, 30, Taf. X). Sie liegen immer in der Ebene der späteren Zellplatte, auch wenn diese mit der Aequatorialebene nicht zusammenfällt (Fig. 29a, Taf. X). Diese Beziehung wurde auch von Zimmermann[1]) bemerkt. Die Zellplatte wird erst sehr spät angelegt. Die Tochterkerne sind schon fast in Ruhe getreten, während die Verbindungsfasern fast noch keine Spur der Zellplatte aufweisen. Nach einem Präparate, welches ich leider später zufällig mit dem Objectiv zerdrückt habe und deshalb nicht zeichnen konnte, erfolgt die erste Anlage der Zellplatte zwischen den centralen Fasern der primären Spindel, und dehnt sich erst dann auch auf die später angelegten Fasern aus. Eine ähnliche Figur giebt auch Kaiser (seine Fig. 22). Sicher wird diese Zellplatte aus den Verdickungen der Fasern gebildet und nicht aus dazwischen gelagerten Plasmaelementen, wie das Zacharias[2]) für die Rhizoiden von *Chara* behauptet, wenn auch Cytoplasma schon während des Dispirems zwischen den Fasern sichtbar wird. Die Verbindungsfasern bleiben noch lange nach der Bildung der Zellmembran deutlich; die nucleolenartigen Körper sind später, nach der Bildung der Zellplatte und der Membran, nicht mehr dort zu sehen; es finden sich alsdann nur noch wenige durch das ganze Plasma der Zelle zerstreut, oder sie fehlen, besonders in den älteren Zellen gänzlich. Einige, wahrscheinlich solche, welche während des Diasters nicht in die Zellplattenebene gerückt sind, finden sich während des Dispirems in der Nähe der Tochterkerne ein; später sind sie zwischen den Fäden des Kerngerüstes zu sehen (Fig. 29b, 30, Taf. X); in späteren Stadien findet man an ihrer Stelle einige kleine Nucleolen, deren Zahl immer mehr beschränkt wird, so dass sich schliesslich gewöhnlich in jedem Kern ein einziger grosser Nucleolus befindet.

---

1) Zimmermann, Morphol. u. Physiol. des pflanzl. Zellkerns, p. 142.

2) Zacharias, Ueber Kern- und Zelltheilung. Botan. Zeitung 1888, No. 3—4, p. 7 des Separatabdruckes.

Was die Zahl der Chromosomen während der Karyokinese anbetrifft, so ist sie in der Vegetationsspitze, nach einigen zwanzig Zählungen, sowohl in der Asterplatte als in jeder der beiden Diasterplatten im Mittel 24. Die Zählung ist bei Polansichten hier nicht schwer, und ich bin sicher, dass die Zahl wirklich 24 beträgt; es konnten allerdings ebenso gut 23 oder 25 Chromosomen angenommen werden, da vielfach ein Stück fehlt oder eines zu viel sich findet; man kann aber annehmen, dass im ersten Falle ein Chromosom durch die anderen verdeckt war, im zweiten Falle eins durch das Messer zerlegt wurde. Im Mittel ergeben sich aber 24, und ich habe nie weniger als 20 und nie mehr als 28 gefunden. Diese Zahl kennen zu lernen, war mir wichtig, um festzustellen, ob in den Antheridien bei der Bildung der Spermatozoen eine Reduction der Zahl der Chromosomen stattfindet. — In den Fäden der Antheridien von *Chara* verläuft die Karyokinese im Allgemeinen ebenso wie in der Vegetationsspitze, nur sind die Kerne viel kleiner und sehr chromatinreich. Das Plasma der ruhenden Zelle in einem Antheridiumfaden sieht ziemlich homogen aus, die schaumige Structur ist viel feiner und weniger deutlich. Von irgend welchen Körpern, ausser dem kugelförmigen Kern, war in diesen Zellen nichts zu finden. Von der Membran ist der Kern durch einen Kranz von Vacuolen getrennt (Figuren 32 bis 49, Taf. X). Im Innern des Kernes finden wir mehrere kleine Nucleolen, welche aber zusammen auch keine grosse Substanzmenge darstellen, und ein Gerüst von grossen Chromatinklumpen, welche durch feinere und blassere Stränge miteinander verbunden sind. Man kann sich an Schnitten, welche die Oberfläche des Kerns trafen, überzeugen, dass in den Chromatinklumpen nicht Kreuzungsstellen, sondern wirkliche Verdickungen des Gerüsts vorliegen. Das ganze Gerüst ist sehr cyanophil, und auch der Kernsaft färbt sich schwach blau in Präparaten, wo die Kerne der vegetativen Zellen schon stark ausgewaschen sind. Zwischen den Fäden sieht man auch einen cyanophilen Schleim, so dass in den Schnitten durch das Antheridium, wenn sie nicht stark ausgewaschen sind, fast alles blau gefärbt ist, mit Ausnahme der nicht generativen Zellen des Antheridiums. Wenn die Zelle sich zur Theilung vorbereitet, so verschwinden sehr bald die Nucleolen, die Körner des Kerngerüstes ziehen sich in die Länge, so dass die Dicke der Chromatinfäden immer gleichmässiger wird und schliesslich die dunkler gefärbten Punkte

wirklich nur die Kreuzungspunkte darstellen. Der Faden wird sehr dick und seine Windungen sehr eng, so dass die Kerne ein sehr eigenthümliches Aussehen bekommen (Fig. 32 und 49, Taf. X). Von irgend welcher Structur ist in Folge der starken Tinction der Kerne nichts zu sehen. Noch bevor die Theilung des Fadens in die Chromosomen sich vollzieht, wird derselbe in eine Ebene, welche einer Diagonale der Zelle entspricht, zusammengedrängt, und bald darauf verschwindet die Kernmembran. Wenigstens habe ich bei noch vorhandener Kernmembran höchstens die ersten Anfänge einer Segmentirung, und selbst diese kaum sicher finden können und vielfach einen Faden mitten im Plasma liegen sehen, an dem von einer Segmentirung nichts zu sehen war, oder den man zum Mindesten doch ohne Unterbrechung auf Strecken hin verfolgen konnte, welche der drei- und vierfachen Länge eines Chromosoms entsprachen (Fig. 37, Taf. X). Ueber Spindelbildung kann ich hier nichts Bestimmtes angeben. Im Asterstadium liegt, wie es Belajeff[1]) beschrieben hat, die Spindelachse in einer Diagonalebene der Zelle, die Aequatorialebene in einer anderen. Die Fasern sind nicht deutlich zu unterscheiden, die Spindel sieht, wenigstens in meinen Präparaten, fast homogen aus. Von irgend welchen Körpern an der Spitze der Spindel konnte ich, entgegen den Angaben Belajeff's[1]) und Schottländer's[2]), welche das Vorhandensein von Centrosomen behaupten, nichts finden; es war vielmehr die Spitze der Spindel in den Zellecken fast bis an die Zellwand zu verfolgen (Fig. 40, 41, 43, Taf. X). Die Angabe Belajeff's[1]), dass die Chromosomen von *Chara* Körnerform haben, ist entschieden unrichtig; es ist sehr deutlich zu sehen, dass sie kurze, dicke, U-förmige Fadenstücke darstellen. Die Zeichnungen Belajeff's, welche die Karyokinese in den Antheridiumfäden darstellen, sind ganz schematisch und geben kaum eine Vorstellung von dem wirklichen Verhalten. Die Aequatorialplatte stellt in der Seitenansicht in Folge der Dicke der Chromosomen ein unentwirrbares Durcheinander der Chromosomen dar (Fig. 40, Taf. X); in der Polansicht stellt sich aber heraus, dass sie ganz ähnlich wie in

1) Belajeff, Ueber Bau und Entwickelung der Spermatozoiden der Pflanzen, p. 30—32.

2) Schottländer, Beiträge zur Kenntniss des Zellkerns und der Sexualzellen bei Kryptogamen, p. 289—290.

der Vegetationsspitze gebildet ist (Fig. 42, 43, Taf. X). Man kann sich auch leicht überzeugen, dass hier keine Reduction auf die Hälfte stattfand; es sind sowohl in diesem, wie im Diasterstadium, (als auch beim letzten Theilungsschritt[1]) vor der Bildung der Spermatozoiden, stets deutlich mehr als 20 Chromosomen zu sehen, was auf 24 Chromosomen wie in der Vegetationsspitze hinweist. — Auf späteren Theilungsstadien sieht man, dass die Chromosomen an den Enden gespalten und dass die beiden Hälften jedes Schenkels nach den entgegengesetzten Polen gerichtet sind. Es kommen schliesslich H- und X-förmige Figuren zu Stande. Diese lassen sich aber nur in den Polansichten als solche erkennen (Fig. 47, Taf. X). Später werden wiederum die Winkel rascher nach den Polen gezogen als die Enden, so dass während der späteren Stadien der Metakinese und des Diasterstadiums die Winkel nach den Polen, die Enden nach der Aequatorialebene gerichtet sind. Zu Anfang des Diasterstadiums bilden die zusammengedrängten Chromosomen in den beiden entgegengesetzten Ecken der Zelle hohle, halbkugelige oder pyramidenartige Gruppen (Fig. 35 und 45, Taf. X), später aber dreht sich die ganze Spindel um 45°, so dass alsdann ihre Achse mit der Längsachse des Antheridiumfadens zusammenfällt und die Diasterplatten längs der ganzen Querwände ausgebreitet sind. Ein Stadium einer solchen Drehung stellt Fig. 45, Taf. X dar. Diese Drehung giebt schon Belajeff[2]) an. Wodurch sie veranlasst wird, weiss ich nicht. Dann treten die beiden Tochterkerne allmählich in den Ruhezustand ein. Die Verbindungsfasern sind deutlicher als die Spindelfasern; die Bildung der Zellplatte erfolgt erst nach der Ausbildung der neuen Kernmembranen in der Aequatorialebene, und da in Folge der Drehung der Spindel die Aequatorialebene senkrecht zur Längsachse des Antheridiumfadens zu liegen kommt, so wird auch die neue Membran parallel zu den früheren Querwänden erzeugt. Die erste Anlage der Zellplatte ist aus Verdickungen der Verbindungsfasern zusammengesetzt (Fig. 48, Taf. X). Besondere Körper in der Nähe der späteren Zellplatte, wie sie in der Vegetationsspitze fast immer zu sehen waren,

---

1) Die einzelnen Theilungsschritte lassen sich annähernd feststellen nach der Form der Zelle (sie wird immer kürzer und breiter).

2) Belajeff, Ueber Bau und Entwickelung der Spermatozoiden der Pflanzen, p. 30—32.

konnte ich hier niemals finden. Die Theilungen der Zellen erfolgen rascher als ihr Längenwachsthum, so dass sie immer enger werden, und schliesslich sind die Spermatozoidmutterzellen ungefähr zweimal so breit als lang. In Folge dessen werden in diesen Zellen die Zellkerne nicht mehr rund, sondern lang-elliptisch (Fig. 42, Taf. X). — Auf die Entwickelung der Spermatozoiden einzugehen, lag nicht in meiner Aufgabe.

Ich will hier nur noch einige Mittheilungen allgemeiner Natur anknüpfen. So habe ich mich mit voller Sicherheit überzeugt, dass in den älteren Zellen des Stammes und der Blätter, welche ihre Entwickelung schon seit einiger Zeit vollendet haben, nicht nur in den Internodialzellen des Stammes und der Blätter, wo sich die Kerne bekanntlich durch Fragmentation weiter vermehren, sondern auch in Zellen, welche dauernd einkernig bleiben, der Nucleolus seine Gestalt verändert. Er wird Anfangs meist sichelförmig, rückt an die Peripherie des Kernes und zieht sich hierauf immer mehr in die Länge, so dass er schliesslich den Kern in Gestalt eines mehr oder weniger vollständigen Rings zu umfassen pflegt. Später lösen sich von ihm auch einige Stücke los und liegen gesondert mitten im Kern. Solche Kerne hat Johow (Zellkerne von *Chara foetida* l. c., Fig. 12—22, Taf. VII) abgebildet. Nur die peripherischen Zellen selbst sehr alter Stammknoten, solche, welche den Rhizoiden, nacktfüssigen Zweigen und Zweigvorkeimen den Ursprung zu geben im Stande sind, behalten Nucleolen von gewöhnlicher kugelförmiger oder elliptischer Gestalt. Es scheint also diese Gestalt eine tiefere Bedeutung zu haben, da sie nur in den noch theilungsfähigen Zellen erhalten bleibt.

Es ist weiter auffallend, dass die Richtung der Spindelachse und der Zellplatte bei jeder Theilung im Voraus mit voller Nothwendigkeit bestimmt ist durch die Abkunft und die Lage der betreffenden Zelle; nur so wird das Zustandekommen des äusserst regelmässigen Aufbaues der *Chara*-Pflanze ermöglicht. Die Spindelachse stellt sich nicht, wie dies sonst gewöhnlich der Fall ist, in die Richtung der grössten Protoplasmaansammlung, sondern vielfach, so z. B. bei der Theilung jeder Segmentzelle, gerade in die Richtung der kleinsten. Man sieht vielfach, dass der Raum für die Spindel zu eng ist, ja, dass es sogar an genügendem Platz für die Kernplatte fast mangelt, und, wenn auch nebenan zu beiden Seiten viel Platz frei ist, stellt sich die

Spindel in einer Segmentzelle doch immer in die Richtung des kürzesten, das heisst des Längsdurchmessers dieser Zelle, und nie in die Richtung des viel längeren Querdurchmessers. Nur in den Fäden des Antheridiums stellt sich die Spindel in die Diagonale, und die regelmässige, zu der Längsachse senkrechte Richtung der neuen Wand erfolgt durch eine nachträgliche Drehung der Spindel.

Es ist weiter bemerkenswerth, dass die beiden Schwesterkerne und die zwei Schwesterzellen häufig schon ganz im Anfang nicht nur in ihrer Bestimmung, sondern auch beträchtlich in ihrer Form, Grösse[1]) und Beschaffenheit, und zwar immer in einer im Voraus bestimmten Weise, differiren. So wird bei der Theilung einer Segmentzelle die Zellplatte nicht in der Mitte der Verbindungsfasern angelegt, sondern ganz in der Nähe des unteren Kernes, welcher schon bald nach dem Diasterstadium ganz flach scheibenförmig wird und sich zu einem Internodialkern ausbildet, welcher sich weiter nur durch Fragmentation theilen kann. Diese Lage der Zellplatte wird schon früh angezeigt, denn schon während des Diasters und Dispirems sammeln sich dort, und nicht in der Mitte der Spindel, die nucleolenartigen Körper. Der andere obere Knotenzellenkern wird auch von Anfang an viel grösser und dicker (Fig. 29a, 30, Taf. X). Wenn sich jene Knotenzelle dann theilt, so werden auch nicht zwei gleiche Zellen erzeugt, sondern die Kernspindel rückt an die Peripherie und gliedert dort nacheinander einen Gürtel von kleinen halbkugelförmigen peripherischen Zellen ab (Fig. 30, Taf. X). Und dabei bemerkt man auch, dass bei dem Dispirem der centrale Tochterkern viel rascher in das Ruhestadium übergeht als der peripherische (Fig. 30, Taf. X); wenn sich aber eine peripherische Zelle eines Blattknotens in zwei Theile theilt, um eine Blättchenscheitelzelle zu liefern, so kommt der peripherische Kern viel früher zur Ruhe als der innere, und dabei wird der äussere rund, der innere nimmt die Gestalt einer concav-convexen Linse an (Fig. 31, Taf. X). Und trotz dieser Verschiedenheiten der beiden Tochterkerne lässt sich bis zum Ende des Diasterstadiums in keinem Falle ein Unterschied zwischen beiden Spindelpolen bemerken und beide bekommen dieselbe Zahl von Chromosomen. Auch sind diese Tochterkerne schon vor der Ausbildung der Zellplatte merklich verschieden, während sie noch in der-

1) Vergl. Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung, 1880, p. 194.

selben Zelle und demnach wohl in demselben Plasma liegen. Es können also zwei Kerne derselben Zelle, selbst unter solchen Verhältnissen, einen gesonderten Entwickelungsgang durchlaufen und verschieden ausfallen.

Als eine gewiss auffallende Erscheinung ist schliesslich hervorzuheben, dass die Karyokinese von *Chara* viel mehr Uebereinstimmung mit der Karyokinese bei den Archegoniaten, das heisst, bei den Moosen und bei den höheren Pflanzen, als mit derjenigen bei den Algen aufzuweisen hat. So wird bei *Chara* wie bei den höheren Pflanzen die Kernmembran aufgelöst, während bei den meisten Algen die Karyokinese innerhalb der Kernmembran erfolgt und diese erst später aufgelöst wird. Bei *Chara* wird die Zellplatte von der Mitte nach der Peripherie angelegt und nicht umgekehrt; die Centrosomen sind bei *Chara* endlich nicht sicher nachzuweisen.

Ich kann also als die Hauptergebnisse meiner Untersuchungen betrachten, dass bei *Chara*:

1. Keine sicher unterscheidbaren Centrosomen vorhanden sind.
2. Im Plasma nucleolenartige Körper auftreten, welche wahrscheinlich aus Nucleolarsubstanz bestehen, und welche auffallende Beziehungen zu den Spindelfasern und der Bildung der Zellplatte zeigen.
3. In den Antheridien keine Reduction der Chromosomen stattfindet.
4. Die Karyokinese bei *Chara* viel mehr Uebereinstimmung mit den höheren Pflanzen als mit den Algen zeigt.

Citirte Literatur.

Schmitz, Ueber die Zellkerne der Thallophyten. (Sitzungsber. d. niederrhein. Gesellsch. zu Bonn, 4. Aug. 1879.

Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung, III. Aufl., Jena 1880.

F. Johow, Die Zellkerne von *Chara foetida*. (Botan. Zeitung 1881, p. 729—743; 745—753.)

Zacharias, Ueber den Nucleolus. (Botan. Zeitung 1885, No. 17—19.)

—, Ueber Kern- und Zelltheilung. (Botan. Zeitung 1888, No. 3—4.)

Belajeff, Ueber den Bau und Entwickelung der Spermatozoiden der Pflanzen. (Flora 1894, Bd. 79, p. 1—48.)

—, Zur Kenntniss der Karyokinese bei den Pflanzen. (Flora 1894, Bd. 79, p. 430 bis 442.)

P. Schottländer, Beiträge zur Kenntniss des Zellkerns und der Sexualzellen bei Kryptogamen. (Cohn's Beiträge z. Biologie d. Pflanzen, Bd. 6, p. 267—304.)

Kaiser, Ueber Kerntheilungen der Characeen. (Botan. Zeitung 1896, p. 61.)

Zimmermann, Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns. Jena 1896.

—, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle, Bd. II, Heft 1. Ueber das Verhalten der Nucleolen während der Karyokinese.

B. Farmer, On Spore-Formation and nuclear Division in the Hepaticae. (Annals of Botany 1895, vol. 9, p. 469.)

Erklärung der Abbildungen.

Die Figuren sind alle in der Höhe des Objecttisches mit dem Objectiv 2 mm, Apertur 1,30 von Zeiss und mit Hilfe einer Abbe'schen Camera, und zwar die Fig. 1—4, 6—35 mit dem Compens.-Ocular 12, die Fig. 5 und 36—49 mit dem Compens.-Ocular 18 gezeichnet worden. Viele sind aber später verkleinert.

Tafel IX.

Fig. 1—27. Vegetative Zellen.

Fig. 1. Querschnitt durch ein junges Blatt; Segmentzelle mit einem ruhenden Kern und nucleolenartigen Körpern im Plasma. Der Nucleolus zeigt Vacuolen. — Vergr. 750.

Fig. 2. Querschnitt durch ein älteres Blatt; centrale Zelle eines Knotens. Zellkern im Beginn der Spirembildung. — Vergr. 1500.



[redacted]

Fig. 11. Beginn des Asterstadiums. Chromosomen unregelmässig in der Aequatorialebene zusammengehäuft; Beginn der Spindelbildung. — Vergr. 1500.

Fig. 12. Beginn der Spindelbildung. Chromosomen in zwei unregelmässige Haufen zusammengeschoben. — Vergr. 1500.

Fig. 13. Seitenansicht einer Spindel im Asterstadium. Peripherische Zelle eines Blattknotens. Verdickte Fasern. Mehrere nucleolenartige Körper an jedem Pol. — Vergr. 1500.

Fig. 14. Seitenansicht einer ähnlichen Spindel. — Vergr. 1500.

Fig. 15. Dasselbe Bild. — Vergr. 1500.

Fig. 16. Dasselbe Bild. Die Fasern convergiren nach mehreren Punkten. — Vergr. 1500.

Fig. 17. Asterstadium. Polansicht einer Aequatorialplatte. — Vergr. 1500.

Fig. 18. Dasselbe Stadium. — Vergr. 1500.

Fig. 19. Segmentzelle der Stengelrinde. Metakinesis. — Vergr. 1500.

Fig. 20. Segmentzelle eines Blattes. Metakinesis. — Vergr. 1500.

Fig. 21. Schräge Ansicht eines Diaster. Kernplatte. Bewegung der nucleolenartigen Körper. Aussendung neuer Verbindungsfasern. — Vergr. 1500.

Fig. 22. Kernplatte eines Diasters. — Vergr. 1500.

Fig. 23. Peripherische Zelle eines Blattknotens. Diaster. Verdickungen der Verbindungsfasern in der Aequatorialplatte. — Vergr. 1500.

Fig. 24. Segmentzelle der Stengelrinde. Diaster. Ein ähnliches Stadium wie Fig. 23, aber die Verdickungen mehr kugelartig, nicht so seitlich verschmolzen. — Vergr. 1500.

Fig. 25. Seitenansicht eines Diasters. Späteres Stadium. Die Verdickungen sind verschwunden. Es finden sich nur nucleolenartige Körper vor. — Vergr. 1500.

Fig. 26. Seitenansicht eines Diasters. *n* Unregelmässige Körper, welche sich roth färben. Die Chromosomen sind blau gefärbt. — Vergr. 1500.

Fig. 27. Schräge Ansicht eines Diasters. — Vergr. 1500.

Fig. 28. Antheridiumfaden.

Fig. 28. Spermatozoidenmutterzellen. Seitenansicht. — Vergr. 2250.

Tafel X.

Fig. 29a—31. Vegetative Zellen.

Fig. 29a. Tochterkerne in einer Segmentzelle eines Blattes. — Vergr. 1500.

Fig. 29b. Tochterkerne in der Scheitelzelle einer Rindenlage. Junge Nucleolen. — Vergr. 1500.

Fig. 30. Internodial- und Knotenzelle eines Blattes. In der Knotenzelle zwei junge Tochterkerne. An der Stelle der späteren Zellplatte ein ringförmiger nucleolenartiger Körper. Viele Verbindungsfasern convergiren nach ihm. — Vergr. 1500.

Fig. 31. Zellplatte in einer peripherischen Zelle eines Blattknotens. — Vergr. 1500.

Fig. 32—48. Antheriumfäden.

Fig. 32—34. Verschiedene Stadien des Spirems. — Vergr. 1500.

Fig. 35. Diaster. — Vergr. 1500.

Fig. 36. Ein Kern im Ruhezustand. Nucleolen. — Vergr. 2250.

Fig. 37. Anfänge der Spindelbildung. Chromatinfaden im Protoplasma; der Faden viel weniger dick gezeichnet als er thatsächlich ist. — Vergr. 2250.

Fig. 38. Anfänge der Asterbildung. Schräge Ansicht. Chromosomen im Protoplasma. — Vergr. 2250.

Fig. 39. Derselbe Zustand. Seitenansicht. Parallel zur Diagonalebene. — Vergr. 2250.

Fig. 39a. Anordnung der Chromosomen.

Fig. 40. Seitenansicht eines Asters. — Vergr. 2250.

Fig. 41. Derselbe Zustand. — Vergr. 2250.

Fig. 42. Schrägansicht eines Asters. Anordnung der Chromosomen. — Vergr. 2250.

Fig. 43. Derselbe Zustand. — Vergr. 2250.

Fig. 43a. Anordnung der Chromosomen.

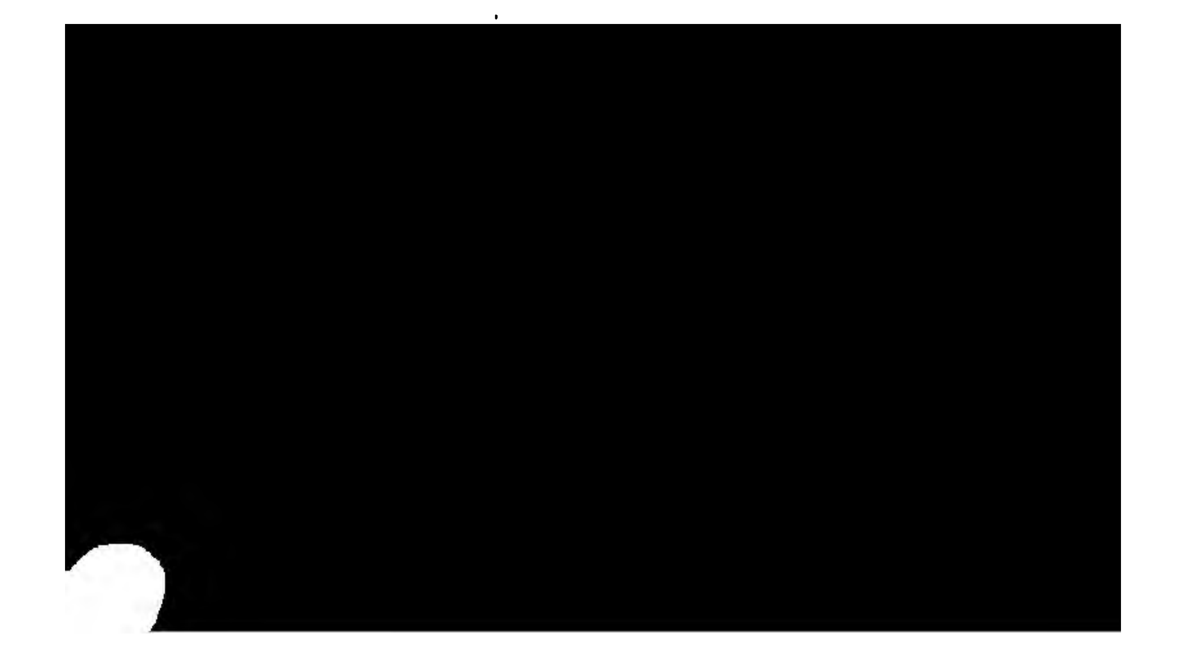
Fig. 44. Polansicht einer Asterplatte. Späteres Stadium. Spaltung von Chromosomen. — Vergr. 2250.

Fig. 45. Diaster. Seitenansicht. — Vergr. 2250.

Fig. 46. Diaster während der Drehung. Seitenansicht. — Vergr. 2250.

Fig. 47. Diasterplatte. Polansicht. Die Chromosomen viel zu dünn dargestellt. — Vergr. 2250.

Fig. 48. Dispirem. Seitenansicht. Zellplatte. — Vergr. 2250.



Kerntheilung und freie Zellbildung im Ascus.

Von

R. A. Harper.

Mit Tafel XI und XII.

Für das Studium der Kerne bieten die Asci von *Erysiphe communis* Wallr. ein vortreffliches Material. Da im Ascus zur Zeit der Theilung sich stark färbende Reservestoffe nicht vorhanden sind, so wird dadurch die Tinction der achromatischen Figur ganz wesentlich begünstigt. In Folge dessen bin ich im Stande, eine ziemlich vollständige Schilderung des interessanten Vorgangs der Sporenabgrenzung bei der sogenannten freien Zellbildung zu geben.

Der fertige Ascus enthält hier, wie es auch sonst regelmässig der Fall ist, einen einzigen Kern, der durch eine dreimal wiederholte Zweitheilung in die acht Sporenkerne zerfällt. Von diesen acht Kernen sind es nur drei bis sechs, welche Sporen bilden. Die übrigen bleiben frei im Ascusplasma liegen und gehen schliesslich, nachdem schon lange die Sporenbildung vollendet ist, zu Grunde. Wie bei *Peziza*[1]) bleibt auch bei *Erysiphe* die Wandung des Mutterkerns bis zu dem Augenblicke bestehen, in welchem die Tochterelemente an die Spindelpole gelangt sind. Bei *Peziza* konnte ich die Centralkörperchen nur an der fertig ausgebildeten Spindel und an sehr jungen Tochterkernen nachweisen, während dieselben bei *Erysiphe* von der ersten Spindel an bis zu der fast reifen Spore sehr deutlich in allen Stadien sich verfolgen lassen. Die Vorgänge in den drei aufeinander folgenden Theilungen des Ascuskerns stimmen miteinander vollständig überein. Die Theilungen der vier Tochterkerne zweiter Generation sind besonders günstig zum Studium, denn sie machen ihre Theilungsvorgänge gleichzeitig durch, und da die

---

1) Berichte d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Generalversammlungsheft, Bd. XIII, p. 67. 1895.

Spindeln fast nie in derselben Ebene liegen, kann man dieselben Stadien unter verschiedenen Winkeln in dem gleichen Gesichtsfeld beobachten.

Zwischen den aufeinander folgenden Theilungen geht das Chromatin der Tochterkerne nicht vollständig in den Ruhezustand über. Es besteht dann aus einem unregelmässigen Netze mit Verdickungen in den Ecken der Maschen und weist auch ziemlich zahlreiche feinere achromatische Fäden auf. Meistentheils liegt das Netz ziemlich frei in der Kernhöhle. Der Kern enthält zu dieser Zeit immer ein sich hellroth färbendes Kernkörperchen. Die Centrosphäre ist eine abgeplattete Scheibe, welche sich der Kernwand fest anschmiegt, fast als wenn sie mit derselben verwachsen wäre. Das Chromatingerüst erscheint dort, wo die Centrosphäre liegt, gleichsam befestigt, und bildet dort häufig eine verdickte Masse. Meist zeigen sich die Chromatinfasern auch gegen diese Stelle in bestimmter Weise orientirt (Fig. 1, Taf. XI). Die ganze Erscheinung weist auf das bestimmteste darauf hin, dass Chromatin und Centrosphäre durch die Kernwand hindurch in Verbindung stehen. Wenn das Chromatin stark tingirt ist, wird es schwierig, die Grenze zwischen Centrosphäre und Chromatin festzustellen; aber wenn man Präparate, die mit Flemming'schem Safranin-Gentianaviolett-Orange gefärbt sind, so lange auswäscht, bis das Chromatin fast farblos geworden ist oder doch nur schwach bräunlich erscheint, bleiben Centrosphäre und Kernkörperchen stark roth gefärbt. Auch zeigen Präparate, die man mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain behandelte, Centrosphäre und Kernkörperchen tief schwarz gefärbt, nachdem das Chromatin vollständig entfärbt wurde (Fig. 29, Taf. XII). In beiden Fällen weist das Kernkörperchen dieselbe Farbenreaction wie die Centrosphäre auf, beide zeigen eine grössere Tingirbarkeit als das Chromatin und entfärben sich bei folgendem Auswaschen ungefähr gleichzeitig. Dies entspricht den Erfahrungen von Heidenhain[1]) an den Riesenzellen des Knochenmarks, doch nur theilweise denjenigen von Flemming[2]) an Leucocyten der Salamanderlarven. Flemming fand nämlich bei Anwendung seines dreifachen Gemisches, dass die Kernkörperchen

1) Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma. Archiv f. mikr. Anat., XLIII, p. 440. 1894.

2) Ueber Theilung und Kernformen bei Leucocyten und über deren Attractionssphären. Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXXVII, p. 296.

nicht besonders gefärbt waren, während die Centralkörperchen grau-violett, grau oder leicht roth erschienen.

Die Bilder, welche der Kern in diesem Stadium bildet, erinnern sehr an die Angaben, welche Flemming[1]) über die Centrirung der Kernelemente gegen das Polfeld zu Anfang der Spindelbildung gemacht hat. Doch besteht ein bemerkenswerther Unterschied darin, dass Flemming zu dieser Zeit die Centrosphäre etwas entfernt von dem Kern und nicht in sichtbarer Verbindung mit demselben sah.

In dem soeben geschilderten Stadium hat der Tochterkern seine vollkommene Ausbildung erreicht und schickt sich dann auch gleich an, in die nächste Theilung einzutreten. Im nächstfolgenden Stadium, von welchem der Anstoss zur Theilung auszugehen scheint, wird das Centralkörperchen von einem stark entwickelten Aster umgeben (Fig. 2, Taf. XI). Wie die Strahlen entstehen, ob nur durch eine besondere Anordnung des Cytoplasmas in der Nähe des Centrums oder ob sie aus der Centrosphäre hervorwachsen, konnte ich durch die Untersuchung dieser Stadien nicht feststellen, doch meine ich, Aufschluss darüber gewonnen zu haben beim Studium des Wachsthums dieser Strahlen während der weiterhin zu beschreibenden Sporenbildung, und bin ich überzeugt, dass ihre Substanz unter Mitwirkung des Kerns entsteht, und dass die Fasern vom Centrum aus durch das Cytoplasma wachsen.

Das Chromatin ist zu dieser Zeit zu einem sehr dichten Netz nach der Centrosphäre hin zusammengezogen und scheint in engster Verbindung mit letzterer zu stehen. Es hat noch keine Reduction in seiner Masse erlitten und von ihm aus dehnen sich einige achromatische Fasern durch die Kernhöhle aus (Fig. 3, Taf. XI). Das Kernkörperchen bleibt noch unverändert. In manchen Fällen scheint der Kern jetzt theilweise seine kugelige Gestalt zu verlieren. Er plattet sich auf einer Seite ab oder die Kernwand wird wellig gefaltet. Die allernächsten Stadien habe ich nicht auffinden können. In dem nächstfolgenden, welches ich bei *Erysiphe* beobachtete, sind die Pole der Spindel bereits fertig angelegt und ziemlich weit von einander an der Oberfläche des Kerns entfernt (Fig. 4, Taf. XI).

Die Polstrahlungen sind stark entwickelt. Innerhalb des Kerns sieht man bereits gut ausgebildete Spindelkegel, deren stark divergirende Strahlen durch den ganzen Kern hindurch sich aus-

1) W. Flemming, Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. XXXVII, p. 720—723. 1891.

breiten, um scheinbar an den Stellen der Kernwand anzusetzen, die den Centren opponirt sind.

Hierdurch kommt es, dass sich die Fasern der zwei Strahlensysteme ungefähr rechtwinklig kreuzen und ohne miteinander zu verschmelzen, oder ihre Richtung zu ändern, aneinander vorbei laufen. Die Pole selbst sind breit, die Richtungen der Strahlen beider Kegel weisen darauf hin, dass die einzelnen Fasern ununterbrochen durch die Centren laufen. Zu dieser Zeit ist das Chromatin auf die Menge reducirt, in welcher es in der Aequatorialplatte erscheinen wird. Es liegt in unregelmässigen Klumpen zwischen den Faserenden, den Polen gegenüber, zerstreut. Das Kernkörperchen ist verschwunden, zuweilen bleibt es als schwach sich färbender Ueberrest zurück.

Diese Verhältnisse entsprechen hier etwa den von Hermann[1]) für die Spermatocyten des Salamanders beschriebenen, doch besteht der wichtige Unterschied, dass die von Hermann gefundene, zwischen den beiden Polen verlaufende Centralspindel bei *Erysiphe* nicht zu sehen ist, während der Polstrahlenkegel bei letzterer sich viel stärker entwickelt. Nach Hermann besteht die Centralspindel aus einer Masse von Fasern, die zwischen den beiden auseinander rückenden Polen ihren Ursprung nehmen und durch welche diese Pole miteinander in Verbindung bleiben. Eine zweite Reihe von Fasern, welche später die Mantelfasern bilden, streben dem Chromatin zu und setzen sich an demselben fest. Es ist mir nicht gelungen, Stadien zwischen den Figuren 3 und 4, Taf. XI zu finden, aber die nächstfolgenden Zustände zeigen, dass wahrscheinlich hier die Centralspindel ihren Ursprung aus Fasern derselben Strahlenkegel nimmt, die von den Polen nach den Chromosomen hin verlaufen.

Die achromatischen Fasern, aus denen diese intranuclearen Strahlenkegel gebildet werden, entstehen wahrscheinlich grösstentheils auf Kosten der Kernkörperchensubstanz, die zu dieser Zeit regelmässig verschwindet. Es stimmt das mit der Auffassung, welche Strasburger[2]) sich von den Vorgängen bei der Spindelbildung in den Pollenmutterzellen von *Larix* gebildet hat, überein. In den Figuren 5—7, Taf. XI, sind die beiden Spindelpole noch

1) Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXXVII, p. 569. 1891.

2) Karyokinetische Probleme. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXVIII, p. 167.

gleich weit von einander auf der Kernoberfläche entfernt. Die Fasern der Antipolkegel haben sich an die Chromosomen festgesetzt, um sich dann wohl stark zusammenzuziehen und die Chromatinmassen ungefähr in die Mitte der Kernhöhle zu bringen. Es scheint nun auch, als ob sich einige Fasern an der concaven Seite der sich bildenden gekrümmten Spindel, ununterbrochen von einem Pol zu dem anderen, fortsetzten. Da die Zahl der Fasern in dem Antipolkegel beträchtlich grösser ist als die später festzustellende Zahl der Chromosomen, so darf man wohl annehmen, dass gewisse Fasern, die nicht den Chromosomen anhaften, miteinander verschmelzen, um jene ununterbrochenen Fasern zu bilden, welche Strasburger[1]), schon vor Zeiten, als überall vorkommenden Bestandtheil der Spindel beschrieben hat.

Das Chromatin ist noch so dicht, dass sich die einzelnen Chromosomen nicht leicht unterscheiden lassen. Zu dieser Zeit erfahren die Polstrahlenkegel grosse Veränderungen. Ihre Radien nämlich verkürzen sich beträchtlich und werden dichter, als ob sie nach den Polen hineingezogen und gleichsam dementsprechend verdickt würden. Jeder einzelne Strahl scheint jetzt aus einer dichteren Achse mit einer etwas gequollenen, sich weniger färbenden Aussenschicht zu bestehen. Die Mehrzahl der Radien divergirt sehr wenig; sie wird vielmehr in einen dichten Strahlenpinsel zusammengedrängt, welcher senkrecht zur Kernoberfläche orientirt ist. Einige gleich dicke Strahlen divergiren etwas mehr von der centralen Gruppe, aber die ganze Polstrahlung ist keineswegs auf einen Punkt centrirt. Auch der Spindelpol ist genau so breit wie die Basis der centralen Gruppe der Polstrahlen und hier, wie in Fig. 4, Taf. XI, führt die ganze Erscheinung leicht zu der Annahme, dass Polstrahlung und Spindel die nämliche Zahl von Fasern enthalten und dass diese sich ununterbrochen durch den Pol fortsetzen. Diese Continuität der Fasern ist aber scharf unterbrochen von einer achromatischen Ebene, welche die tief violett gefärbten Fasern genau da durchsetzt, wo sie vom Kern zum Cytoplasma übergehen, d. h. genau auf der Ebene, wo sie die Kernwand passiren würden. Ob man sich dies nun so zu denken hat, dass die Fasern wirklich in der Kernwand endigen oder nur so, dass ihre Substanz an dieser Stelle sich weniger leicht färben lässt, habe ich nicht entscheiden können. Sicher ist, dass man von diesen Bildern den Eindruck gewinnt,

1) Histol. Beitr. I, p. 146—149.

dass das Centralkörperchen nur aus den fest aneinander geschmiegten Basaltheilen der Polstrahlen besteht. Wenn es in der That hier ein selbstständiges Organ darstellt, so muss dieses als eine sehr dünne abgeplattete Scheibe gelten, deren Durchmesser der Breite des stumpfen Spindelendes entspricht.

Nun rücken die Centren immer weiter auseinander, wobei die Spindel gleichzeitig gerade wird (Fig. 8—11, Taf. XI). Die einzelnen Chromosomen treten nun scharf von einander geschieden in der Aequatorialplatte deutlich hervor. Abweichend von *Peziza* ist hier der ganze Kern häufig in die Länge gestreckt, seine Umrisse sind etwas unregelmässig geworden. Die Polstrahlen haben sich wieder zu feinen Fäden ausgetreckt. Sie bilden meist eine regelmässigere Strahlensonne, obwohl ihnen noch eine dichtere Centralgruppe zukommt (Fig. 9, Taf. XI).

Die Spaltung der Chromosomen habe ich wegen der Kleinheit derselben nicht verfolgen können. Wenn die Tochterchromosomen auseinander rücken und sich nach den Polen bewegen, gelingt es ziemlich leicht festzustellen, dass sie in der Zahl von je acht in jeder Spindelhälfte vertreten sind. Diese Zahl scheint in allen drei aufeinander folgenden Theilungen constant zu bleiben.

Sobald die Tochterchromosomen an den Spindelpolen angelangt sind, verschwindet die Mutterkernwand. Die Fasern der Centralspindel verlieren an Schärfe und werden an verschiedenen Stellen auch durchbrochen (Fig. 12, Taf. XI). Ihre Zahl nimmt allmählich ab; ihre besondere Structur verliert sich und sie werden mit der Zeit im Cytoplasma unkenntlich. Eine Ansammlung von Spindelsubstanz auf der Antipolseite des jungen Tochterkerns, wie man es ganz deutlich bei der ersten und zweiten Theilung des Ascuskerns von *Peziza* wahrnehmen kann[1]), kommt bei *Erysiphe* gar nicht vor. Dagegen verharren Centrosphäre und Polstrahlung auf der Polseite des jungen Tochterkerns (Fig. 13, Taf. XI). Die Radien bilden zuerst eine viel regelmässigere und ausgeprägtere Strahlensonne, und das rührt theilweise daher, dass die äusseren Strahlen sich zurückkrümmen und sich dabei etwas um die Chromosomengruppen herum legen. Letztere erkennt man noch eine Zeit lang als eine dicht zusammengedrängte, sich stark färbende Masse, deren Elemente durchaus nicht mehr einzeln zu unterscheiden sind.

---

1) l. c., p. 73.

Centrosphäre und Chromatin lassen sich auch in diesem Zustand nicht scharf gegeneinander abgrenzen. Die Tochterkerne rücken nicht sofort weiter auseinander, wie es bei *Peziza* der Fall ist, sondern bleiben vielmehr eine Zeitlang nur um den Durchmesser des Mutterkerns von einander entfernt.

Dieses abweichende Verhalten steht wohl in engerer Beziehung zu der langsamen Ausbildung der Sporen bei *Erysiphe*, welche nur eine Serie Ascen in ihrem Perithecium erzeugt, wogegen bei *Peziza* die Theilung und Sporenbildung in jedem Ascus sich schnell vollzieht, und zwar zum Zweck der Entleerung, um auf diese Weise Raum für die Entwickelung neuer Ascen zu gewinnen. Durch das schnelle Auseinanderweichen der Tochterkerne bei *Peziza* lässt sich vielleicht auch die bedeutende Streckung der Spindel dort erklären. Dieselbe Ursache dürfte auch für das Erscheinen der Centrosphäre auf der Antipolseite des jungen Tochterkerns bestimmend sein. Bei *Erysiphe*, wo die Tochterkerne nahe bei einander bleiben, erfahren die Spindelfasern wohl keine Spannung, und werden die Centrosphären demgemäss nicht zwischen den Chromosomengruppen hindurchgezogen.

Die Tochterkernanlage stellt sich zuerst als eine kleine Blase (Fig. 14, Taf. XI) dar, welche die Chromatinmasse und auf deren Antipolseite eine kleine freie Kernhöhle umschliesst. Ob die Kernwand zugleich auch schon zwischen Chromatin und Centrosphäre sich ausbildet, konnte ich nicht feststellen. Mit dem Wachsthum der Kernwand nimmt die freie Kernhöhle zunächst an Grösse zu; später beginnt die Anschwellung des Chromatins, das sich allmählich in Fasern und Klumpen, die Anfangs meistens wandständig sind, durch die Kernhöhle vertheilt (Fig. 15, Taf. XI). Jetzt kommt das Kernkörperchen wieder zum Vorschein, und mit dem weiteren Wachsthum des ganzen Kerns geht das Chromatin in das netzförmige Gerüst über, wie ich es zuvor schon (Fig. 1, Taf. XI) beschrieben habe.

Zur Zeit der Kernwandbildung bleibt die Polstrahlung noch vollständig erhalten; dann aber verlieren die Strahlen schnell ihre Deutlichkeit, das ganze Bild wird verschwommen, ohne dass man feststellen kann, ob die Strahlen unter Reduction ihrer Masse auf das Centralkörperchen zurückgezogen oder ob sie in das Cytoplasma aufgenommen werden. In Fig. 16, Taf. XI ist ein Zwischenstadium dargestellt, welches die ganze Strahlung in eine körnige Masse verwandelt zeigt, die man nur durch ihre grössere Dichte und blaue Färbung von dem umgebenden Cytoplasma

unterscheiden kann. In einem solchen Zustand entspricht diese Masse genau dem Archoplasma, wie es von Boveri[1]) und von Hermann[2]) während des Ruhezustandes der Kerne beschrieben worden ist. In dem nächsten Stadium zeigt sich diese Masse noch weiter reducirt, bis sie an dem fertig ausgebildeten Tochterkern nur eine abgeplattete Scheibe darstellt, welche dicht auf der Kernwand liegt und scheinbar in enger Verbindung mit dem Kerngerüst steht.

In Stadien, die den Figuren 15, 17, Taf. XI entsprechen, lässt sich, wenn sie in der zuvor beschriebenen Weise tingirt werden, ein roth, beziehungsweise ein schwarz gefärbtes Körperchen in der Mitte der Strahlen beobachten, während letztere sowohl, wie das Chromatin, vollständig entfärbt sind. Die Farbenreactionen zeigen einen Unterschied zwischen Centralkörperchen und Strahlen, da die letzteren die blaue Farbe aufspeichern. Doch bin ich nicht geneigt, eine verschiedene Substanz in dem Centralkörperchen gegenüber der Polstrahlung und der Spindel anzunehmen. Es ist mir wahrscheinlicher, dass der Farbenunterschied auf die verschiedene Dichte der Substanz zurückzuführen sei. Im Uebrigen zweifle ich nicht, dass in manchen Fällen gerade so complicirte Centren vorkommen wie sie z. B. in der Arbeit K. W. Zimmermann's[3]) für die Pigmentzellen gewisser Knochenfische beschrieben werden. Gerade diese Beobachtungen Zimmermann's lehren, wie ganz verschieden sich diese Structuren unter ähnlichen Verhältnissen ausbilden können. Auf Grund der Untersuchungen von Wilson und Matthews[4]) dürften wir andererseits annehmen, dass die Centren der Echinodermeneier eine netzartige Structur besitzen.

In der grossen Ascuszelle dürfen wir bei ihrem Uebergang von dem einkernigen zu dem mehrkernigen Zustand erwarten, dass die mechanischen Beziehungen zwischen Theilungsfigur und Zellwand oder Cytoplasmamasse, wenn solche überhaupt existiren, besonders deutlich hervortreten sollten. Das Studium der Erscheinungen aber führt eher zu dem Schluss, dass jede Theilungsfigur eine geschlossene

---

1) Ueber die Befruchtung der Eier von *Ascaris megalocephala*. Sitzungsber. der Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. in München, Bd. III, Heft 2. 1887.

2) l. c., p. 572.

3) K. W. Zimmermann, Ueber die Anordnung des Archoplasmas in den Pigmentzellen der Knochenfische. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. XLI, p. 367.

4) Maturation, Fertilization and Polarity in the Echinoderm Egg. Journ. of Morphology, Vol. 10, No. 1.

Einheit darstellt, die in ihrer Orientirung hier weder von Zellwand noch Protoplasmamasse beeinflusst wird.

Heidenhain[1]) hat den Versuch gemacht, die mechanischen Momente zu erklären, welche die Vorgänge bei ruhenden Zellen sowohl, wie bei sich theilenden Kernen und Zellen bedingen. Wie bekannt nimmt er an, dass die ruhenden Leucocyten fortwährend eine Strahlensonne aufweisen, deren Strahlen vom Mikrocentrum nach allen Richtungen ausgehen, um sich an die Zellmembran festzusetzen. Dieses Strahlensystem wird „das System der organischen Radien" genannt. Bei gleicher Spannung sollen diese Radien alle die nämliche Länge besitzen. Daraus folge, dass das Mikrocentrum immer in die Mitte der Zelle zu gelangen bestrebt sein müsse. Zwischen diesen Radien komme der Kern wie eine eingeschobene Kugel zu liegen, und aus ungleichen Spannungen sollen endlich die Kräfte ihren Ursprung nehmen, welche die Spindelbildung, die Theilung des Chromatins u. s. w. ausführen. Wie einleuchtend auch diese Theorie bezüglich der Verhältnisse bei den Leucocyten klingt, so kann man sie doch nicht zur Erklärung der Theilungsvorgänge im Ascus heranziehen.

Nach Heidenhain sollen die Radien der Strahlensonne sich an der Zellmembran befestigen, um von da aus Spannungskräfte ins Spiel zu setzen, welche die Umlagerung der Kernelemente bei der Karyokinese ausführen. Im Ascus kommt es häufig vor, dass der Pol der achromatischen Figur nahe an der Ascuswand liegt. Seine Strahlen aber wenden sich, wie aus den Figuren 9—10, Taf. XI zu ersehen ist, hinweg, um eine Berührung mit der Wand zu vermeiden; sie setzen an die Zellwand nicht an, dieselbe verursacht ein eben solches Auseinanderspreitzen der Radien, wie es bei Heidenhain zu sehen ist, wenn solche Radien in die Nähe der Kernwand gelangen[2]). Heidenhain sagt weiter, es sei mit seiner Theorie vollständig unvereinbar, dass das Centrum in directer Verbindung mit dem Kern während des Ruhezustandes stehe; aber dies scheint regelmässig im Ascus der Fall zu sein.

Hier sind auch die Gesetze O. Hertwig's[3]), welche die Lage des Kerns in der Zelle und die Orientirung der Spindel in der Protoplasmamasse beherrschen sollen, in Betracht zu ziehen. In Folge

1) l. c., p. 490—516.
2) l. c., p. 504.
3) Die Zelle und die Gewebe, p. 172—175.

der Wechselwirkung zwischen Kern und Cytoplasma, wie etwa zwischen Eisentheilchen und einem beweglich aufgehängten Magneten, komme es erstens, dass „der Kern stets die Mitte seiner Wirkungssphäre einzunehmen sucht“ und zweitens, dass „die beiden Pole der Theilungsfigur in die Richtung der grössten Protoplasmamassen zu liegen kommen“. Hertwig stützt sich hauptsächlich auf die Erscheinungen bei thierischen Eiern und auf den Vegetationspunkt der Pflanzen. Beide Gesetze kommen vollständig zur Geltung in den langen schmalen Ascen von *Peziza*, wie aus Gjurasin's[1]) Beschreibung hervorgeht und wie ich selbst constatiren konnte[2]). Ohne das schaumige Epiplasma, das im unteren Theil des Ascus liegt, mit in Betracht zu ziehen, finden wir, dass der primäre Ascuskern ungefähr in der Mitte der zur Bildung der acht Sporen bestimmten Protoplasmamasse liegt; die Spindeln der ersten und zweiten Theilungsfiguren nehmen die Längsachse des Ascus, d. h. die Richtung der grössten Protoplasmamassen ein. Die vier so gebildeten Kerne liegen in einer Reihe und sind durch gleiche Zwischenräume von einander getrennt. Diese Zwischenräume sind etwas kürzer als der Durchmesser des Ascus; auch sind Vacuolen zwischen den Kernen aufgetreten, die das Plasma etwa in vier Massen zerlegen. Der Längsdurchmesser dieser Protoplasmamassen ist quer zur Längsachse des Ascus orientirt, in entsprechender Weise liegen dann auch die Spindeln der dritten Theilungsfiguren.

In den eiförmigen oder länglichen Ascen von *Erysiphe*, deren Inhalt keine Differenzirung in Sporenplasma und Epiplasma aufweist, kommt das erste Gesetz Hertwig's nur theilweise zur Geltung. Obwohl der Kern in jüngeren Ascen sich immer in dem Basaltheile des Ascus befindet[3]), rückt er zur Zeit der ersten Theilung immer nach dessen Mitte. Die Achse der ersten Spindel vermag die Längsachse in irgend einem beliebigen Winkel zu schneiden. In der Mehrzahl der beobachteten Fälle konnte ich weit eher eine Quer- als eine Parallelstellung in Bezug auf die Längsachse der Protoplasmamasse constatiren. In der Vertheilung der nacheinander gebildeten Tochterkerne im Ascus und in der Orientirung ihrer Spindeln findet sich keine Regelmässigkeit (Fig. 5,

---

1) Ueber die Kerntheilung in den Schläuchen von *Peziza vesiculosa* Bull. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. XI, p. 113. 1893.

2) l. c., p. 74.

3) Ueber das Verhalten der Kerne bei der Fruchtentwickelung einiger Ascomyceten. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXIX.

11, Taf. XI). Die gleichzeitig entstehenden Spindeln der vier Tochterkerne zweiter Generation können irgend welchen beliebigen Winkel mit einander und mit der Längsachse des Ascus bilden, auch in ihrer gegenseitigen Lage können sehr bedeutende Unterschiede bestehen, endlich sieht man sie entweder frei in der Mitte des Ascus oder seiner Wand angepresst liegen (Fig. 5, 10, Taf. XI).

Bevor die Kerne zur Sporenbildung schreiten, ist kein Anzeichen einer besonderen Anordnung des Inhalts im Ascus bemerklich; auch zur Zeit der Sporenbildung ist diese Anordnung höchst verschieden, natürlich mit der Einschränkung, dass die 3—6 Sporen ziemlich gleichmässig im Ascus vertheilt sein müssen. Hieraus folgt gewöhnlich, dass die Längsachsen der Sporen parallel zu der Längsachse des Ascus verlaufen. Aus dem ganzen Verhalten bei *Erysiphe* muss man schliessen, dass die Vertheilung der Kerne und die Orientirung ihrer Spindeln nicht von der Masse des umgebenden Protoplasmas abhängig ist. Dies ist hier um so bemerkenswerther, als man kaum annehmen kann, dass die betreffende Orientirung irgend welche Bedeutung für die nachfolgende Sporenbildung besitzt. Da nach der letzten Theilung die acht Kerne noch ziemlich bedeutende Umlagerungen im Ascus erfahren, so muss es ziemlich gleichgültig für die Vertheilung der Sporen bleiben, in welcher Weise die Spindeln der Theilungsfiguren orientirt sind. Die Zustände sind augenscheinlich sehr günstig, um eine rein mechanische Wechselwirkung zwischen Kern und Protoplasma zum Vorschein zu bringen. Da kein solcher gegenseitiger Einfluss von Kern auf Protoplasma zu beobachten ist, ist man vorläufig zu dem Schlusse berechtigt, dass *Erysiphe* eine Ausnahme von den zuvor angeführten Gesetzen darstellt.

Es ist auch sehr wohl möglich, dass die bestimmten Beziehungen der Kerne und Spindeln zur Vertheilung der Protoplasmamasse bei *Peziza* als Anpassungen an die langen, schmalen Ascen derselben aufzufassen sind. Aus Bildern, wie sie die Figuren 5, 10, 11, Taf. XI wiedergeben, gewinnt man den Eindruck, dass jeder in Theilung begriffene Kern mit seiner achromatischen Figur ein geschlossenes System bildet, das seine volle Selbstständigkeit wahrt und keineswegs von anderen benachbarten, in Theilung begriffenen Kernen, noch von der Vertheilung des umgebenden Cytoplasmas beeinflusst wird. Wenn, wie man jetzt allgemein annimmt, die Kräfte, welche die Chromosomen aus der Aequatorialplatte nach den Polen befördern, als Zug von den Polen aus sich geltend machen und auf einer Zusammenziehung von Fasern beruhen, die

zwischen Polen und Chromosomen ausgespannt sind, dann ist es auch wahrscheinlich, dass der Widerstand, welcher eine gegenseitige Annäherung der Pole verhindert, im Kern und in der achromatischen Figur selbst gegeben sei und nicht in einer peripherischen Befestigung der Fasern der Polstrahlung beruhe. Es ist nicht unmöglich, dass im Ascus die Erhaltung des Kernleibes d. h. das Fortbestehen der Kernwand, bis zu dem Augenblick wo die Tochterchromosomen die Pole erreichen, in einer Beziehung zu dem Bedürfnisse, eine Widerstand bietende Substanz zwischen den beiden Polen während der Karyokinese zu besitzen, steht.

Während meiner früheren Beobachtungen über die Sporenbildung bei *Peziza* war ich nicht im Stande die Frage über die Art und Weise der ersten Abgrenzung der Spore zu beantworten. Mit der Untersuchung desselben Vorganges, wie er sich unter den viel günstigeren Verhältnissen bei *Erysiphe* vollzieht, beschäftigt, habe ich eine Reihe von Vorgängen zu beobachten Gelegenheit gehabt, welche über die wesentlichen Momente bei dem ganzen Process Klarheit verbreiteten und auch den Einblick in das Wesen der kinoplasmatischen Substanz nicht unwesentlich förderten.

Die Lösung der eben gestellten Aufgabe lautet kurz: die Abgrenzung wird durch die active Substanz der Zelle, nämlich durch das Kinoplasma bewirkt, und zwar durch dasselbe Kinoplasma, welches in der Polstrahlung der letzten Theilungsfigur vertreten war. Der Vorgang, durch welchen der Zellleib der jungen Spore vermittels derselben activen Substanz, die an der Kerntheilung betheiligt ist, vom Ascusplasma abgegrenzt wird, stellt sich ganz eigenartig dar.

Wie bereits hervorgehoben wurde, liegen die acht Kerne der dritten Generation ganz unregelmässig im Ascus vertheilt. Das Cytoplasma selbst bleibt zu dieser Zeit von sich stark färbenden Bestandtheilen noch frei, so dass sich die Kerne und Strahlenfiguren nach vorgenommener Tinction sehr stark von der farblosen oder schwach gefärbten Umgebung abheben. Die sehr jungen Tochterkerne im Dispiremstadium sind sehr kleine, sich stark blau färbende Chromatinmassen. Die Polstrahlung ist mächtig entwickelt und bildet schliesslich eine fast vollständige Strahlensonne um den jungen Kern. In allernächster Nähe, dem Chromatin förmlich angepresst, liegt die Centrosphäre, so dass eine Unterscheidung zwi-

schen dieser und jenem zu dieser Zeit sehr schwer ist. Ist das Centralkörperchen so gelagert, dass es unmittelbar über oder unter dem Chromatin zu liegen kommt, so erhält das Ganze etwa das Aussehen eines Asters mit ziemlich grossem Centrum, der vollständig frei, ohne Kern, dem Cytoplasma eingebettet wäre. Dass Grössenverhältniss zwischen dem jungen Kern und dem Centrum ist hier nicht wesentlich anders, als wie es z. B. von Wilson[1]) für die Kerne und Centren in Echinodermeneiern abgebildet wurde, wo auch die Centren von grösserem Umfang als die Kerne sind.

Die Tochterkerne machen zunächst die aufeinander folgenden Stadien der Entwickelung in ungefähr derselben Weise durch wie bei den vorhergehenden Theilungen, doch stellt sich der wichtige Unterschied dann ein, dass die Radien der Polstrahlung nicht verschwinden, sondern während des ganzen Wachsthums des Kernes fortbestehen (Fig. 17, Taf. XI).

Zuweilen findet man halbfertige Kerne, die sich auf der Ascuswand festgesetzt haben und auch während ihrer übrigen Entwickelung in dieser Stellung zu verharren scheinen. Es ist möglich, dass man es in ihnen mit nicht sporenbildenden Kernen zu thun hat, da ich nie alle Kerne in einem Ascus gleichzeitig in der geschilderten Weise beobachtet habe, ausserdem solche Kerne auch noch vorkommen, nachdem die Ausbildung der Sporen vollendet ist (Fig. 32, Taf. XII).

Dass ein solcher Unterschied zwischen den Kernen, die zur weiteren Entwickelung befähigt und bestimmt sind, und denjenigen, die zu Grunde gehen, regelmässig besteht, kann man nicht mit Sicherheit behaupten. Die in der geschilderten Weise befestigten Kerne wenden stets ihre Centrosphäre der Ascuswand zu und zeigen auf derselben Seite eine geringe Zuspitzung. Das Centralkörperchen erweist sich dann als eine stark gefärbte Scheibe zwischen Kern und Ascuswand. In solchen Fällen lässt sich die Strahlung am besten von der Polansicht beobachten. Von der Seite gewahrt man nur solche Radien, die parallel zur Ascuswand oder von letzterer abgekehrt um den Kern laufen. Ob nun der Kern durch Zusammenziehen der Radien an die Ascuswand gebracht wird, darüber lässt sich nichts Bestimmtes feststellen. In allen Stadien sind auch Kerne zu finden, die frei im Ascus liegen und eine stark entwickelte Polstrahlung auf einer Seite besitzen.

1) Fertilization and Karyokinesis of the Ovum, Pl. IX.

[illegible] und [illegible] von einander [illegible] an der Wand [illegible]

[illegible] Kernhöhle. [illegible]

[illegible] dass [illegible] über diese [illegible] allmählich [illegible] Mit diesem [illegible] Die Spitze des [illegible] Centrosphäre immer [illegible]

[illegible] Zug [illegible] Seiten der Centro-[illegible] eine solche [illegible] lässt sich nicht mit Sicherheit [illegible] Zug auf den [illegible] der Kern im [illegible] den übrigen Wider-[illegible] dessen Folge sich [illegible] Die einfachste [illegible] wenn man annähme.



bleibt auch jetzt noch eine Verbindung zwischen letzterem und der Centrosphäre bestehen (Fig. 18, Taf. XI; Fig. 21, 23, Taf. XII). Dieses Mitziehen des Chromatins ist, solange sich der Zuspitzungsprocess am Kerne vollzieht, sehr deutlich zu sehen. Im unteren breiteren Theil des Schnabels ist noch ein Stück des lockeren Kerngerüstes vertreten, weiter nach der Spitze hin wird es wohl auf einen einzigen verschlungenen Faden reducirt. Hiermit ist ein positiver Nachweis dafür erbracht, dass in dem ruhenden Kern (Fig. 17, Taf. XI) eine wirkliche mechanische Verbindung zwischen Centrosphäre und Kerngerüst fortbesteht, denn die Thatsache, dass das Chromatin durch den langen schmalen Schnabel mitfortgezogen wird, kann sicherlich vorläufig auf keine andere Weise erklärt werden. Ueber den Zweck dieser Verbindung werde ich mich unten eingehender äussern; sie besteht solange, als der Process der Sporenabgrenzung dauert.

Die Wand des Schnabels ist offenbar eine Fortsetzung der Kernwand (Fig. 21, Taf. XII). Dass sie eine Neubildung ist, und nicht etwa durch Ausstreckung der bereits existirenden Grenzschicht entsteht, wird durch die geringe Veränderung, welche die Gestalt des übrigen Kernleibs aufweist, wahrscheinlich gemacht. Das Wesentliche bei der Schnabelbildung besteht darin, dass der Chromatin-Fortsatz mit seinem umgebenden Kernsaft herangezogen wird, und gegen diese Theile wird das Cytoplasma fortwährend von neuem abgegrenzt. Obwohl der Kern als Ganzes annähernd Kugelgestalt beibehält, erfährt jedoch in vielen Fällen das Chromatingerüst eine Gestaltveränderung. Es wird von der Kernperipherie etwas zurückgezogen und in eine annähernd spindelförmige Gestalt gebracht, deren einer Pol sich in den Schnabel fortsetzt (Fig. 22, 23, 26, Taf. XII). Zunächst stellt sich diese Zusammenziehung des Chromatins nicht in allen Kernen ein; auf den späteren Stadien wird sie viel häufiger (Fig. 26, 27, 28, Taf. XII) und deutet dann wahrscheinlich an, dass die achromatischen Bestandtheile des Kerngerüstes während der Sporenabgrenzung theilweise verbraucht und in ihrer Masse reducirt werden. Dass solche Veränderungen irgendwie der Wirkung der Reagentien zuzuschreiben wären, ist mir ganz unwahrscheinlich, da sie in Kernen, die nicht zur Sporenbildung schreiten, nicht auftreten (Fig. 28, Taf. XII).

Die zwei bis fünf Kerne, aus denen die Sporen hervorgehen, machen den Process ganz gleichzeitig durch. Sie scheinen keine bestimmte Lage im Ascus zu haben, doch sind sie ungefähr gleichmässig in dem Ascusplasma vertheilt. Zuweilen trifft man zwei an

ıibt auch jetzt noch eine Verbindung zwischen letzterem und der ıntrosphäre bestehen (Fig. 18, Taf. XI; Fig. 21, 23, Taf. XII). Dieses itziehen des Chromatins ist, solange sich der Zuspitzungsprocess am erne vollzieht, sehr deutlich zu sehen. Im unteren breiteren Theil s Schnabels ist noch ein Stück des lockeren Kerngerüstes ver-ɜten, weiter nach der Spitze hin wird es wohl auf einen einzigen rschlungenen Faden reducirt. Hiermit ist ein positiver Nachweis für erbracht, dass in dem ruhenden Kern (Fig. 17, Taf. XI) eine rkliche mechanische Verbindung zwischen Centrosphäre und Kern-rüst fortbesteht, denn die Thatsache, dass das Chromatin durch n langen schmalen Schnabel mitfortgezogen wird, kann sicherlich rläufig auf keine andere Weise erklärt werden. Ueber den Zweck eser Verbindung werde ich mich unten eingehender äussern; sie steht solange, als der Process der Sporenabgrenzung dauert.

Die Wand des Schnabels ist offenbar eine Fortsetzung der ernwand (Fig. 21, Taf. XII). Dass sie eine Neubildung ist, und ɔht etwa durch Ausstreckung der bereits existirenden Grenzschicht tsteht, wird durch die geringe Veränderung, welche die Gestalt s übrigen Kernleibs aufweist, wahrscheinlich gemacht. Das 'esentliche bei der Schnabelbildung besteht darin, dass der ıromatin-Fortsatz mit seinem umgebenden Kernsaft herangezogen rd, und gegen diese Theile wird das Cytoplasma fortwährend von uem abgegrenzt. Obwohl der Kern als Ganzes annähernd Kugel-stalt beibehält, erfährt jedoch in vielen Fällen das Chromatin-rüst eine Gestaltveränderung. Es wird von der Kernperipherie was zurückgezogen und in eine annähernd spindelförmige Gestalt bracht, deren einer Pol sich in den Schnabel fortsetzt (Fig. 22, ;, 26, Taf. XII). Zunächst stellt sich diese Zusammenziehung s Chromatins nicht in allen Kernen ein; auf den späteren Stadien rd sie viel häufiger (Fig. 26, 27, 28, Taf. XII) und deutet dann ıhrscheinlich an, dass die achromatischen Bestandtheile des Kern-rüstes während der Sporenabgrenzung theilweise verbraucht und ihrer Masse reducirt werden. Dass solche Veränderungen irgend-e der Wirkung der Reagentien zuzuschreiben wären, ist mir ganz ıwahrscheinlich, da sie in Kernen, die nicht zur Sporenbildung breiten, nicht auftreten (Fig. 28, Taf. XII).

Die zwei bis fünf Kerne, aus denen die Sporen hervorgehen, ... den Process ganz gleichzeitig durch. Sie scheinen keine ... Lage im Ascus zu haben, doch sind sie ungefähr gleich-... lem Ascusplasma vertheilt. Zuweilen trifft man zwei an

Alle acht Kerne machen ihre Anaphase gleichzeitig durch, und sind während des folgenden Ruhezustandes gar nicht von einander zu unterscheiden, diejenigen ausgenommen, die sich an der Wand befestigt haben.

Das Chromatin liegt meistens frei in der Kernhöhle, ist aber immer noch deutlich an der Kernwand befestigt, und zwar dort, wo die Centrosphäre sich befindet (Fig. 17, Taf. XI).

Worin man nun den Grund dafür zu suchen hat, dass einige Kerne zu Grunde gehen, während andere Sporen bilden, über diese Frage habe ich keine Klarheit erlangen können. Aber von jetzt an heben sich die Unterschiede zwischen beiden Kernarten ganz deutlich hervor. An den nicht sporenbildenden Kernen verschwinden rasch die Strahlen, während sich bei den übrigen ganz allmählich eine Zuspitzung auf der Polseite bemerkbar macht. Mit diesem Stadium beginnt die eigentliche Sporenbildung. Die Spitze des Kerns verlängert sich immer mehr, wodurch die Centrosphäre immer weiter von dem eigentlichen Kernleib entfernt wird.

Ob nun dieser Process durch einen Zug von Seiten der Centrosphäre verursacht wird, oder ob der Kern selbst eine solche Ausstülpung unter der Centrosphäre bildet, lässt sich nicht mit Sicherheit entscheiden. Wenn die Centrosphäre durch einen Zug auf den Kern wirkte, so wäre es nicht zu verstehen, wie der Kern im Cytoplasma so befestigt sein sollte, dass er den nöthigen Widerstand gegen diesen Zug leisten könne, als dessen Folge sich eine so starke Veränderung seiner Gestalt ergiebt. Die einfachste Erklärung des ganzen Vorgangs wäre gegeben, wenn man annähme, dass durch Druck von den nächstliegenden Radien des Asters der Kernleib von der Centrosphäre zurückgestossen würde, aber thatsächliche Beweise für eine solche Wirkung fehlen mir noch (Fig. 18, Taf. XI).

Wenn die so gebildete Spitze in einen schmalen, langen Schnabel ausgewachsen ist, der den Querdurchmesser des Kernleibs an Länge etwas übertrifft, hört das weitere Wachsthu[illegible] Dieser Schnabel stellt keine einfache Faser dar, so[illegible] ein [illegible]nales Röhrchen, welches in typischen Fällen sic[illegible]ach aussen verjüngt, vielmehr aus erweitert[illegible] ver[illegible]rt und dann als ein cylindrisches [illegible] Ende wenigstens in einigen F[illegible]n der Basis dieses Röhrche[illegible]ch bis zu der Centrosphä[illegible] und so

ibt auch jetzt noch eine Verbindung zwischen letzterem und der ntrosphäre bestehen (Fig. 18, Taf. XI; Fig. 21, 23, Taf. XII). Dieses tziehen des Chromatins ist, solange sich der Zuspitzungsprocess am erne vollzieht, sehr deutlich zu sehen. Im unteren breiteren Theil s Schnabels ist noch ein Stück des lockeren Kerngerüstes verten, weiter nach der Spitze hin wird es wohl auf einen einzigen rschlungenen Faden reducirt. Hiermit ist ein positiver Nachweis für erbracht, dass in dem ruhenden Kern (Fig. 17, Taf. XI) eine rkliche mechanische Verbindung zwischen Centrosphäre und Kernrüst fortbesteht, denn die Thatsache, dass das Chromatin durch n langen schmalen Schnabel mitfortgezogen wird, kann sicherlich rläufig auf keine andere Weise erklärt werden. Ueber den Zweck eser Verbindung werde ich mich unten eingehender äussern; sie steht solange, als der Process der Sporenabgrenzung dauert.

Die Wand des Schnabels ist offenbar eine Fortsetzung der ernwand (Fig. 21, Taf. XII). Dass sie eine Neubildung ist, und cht etwa durch Ausstreckung der bereits existirenden Grenzschicht tsteht, wird durch die geringe Veränderung, welche die Gestalt s übrigen Kernleibs aufweist, wahrscheinlich gemacht. Das esentliche bei der Schnabelbildung besteht darin, dass der iromatin-Fortsatz mit seinem umgebenden Kernsaft herangezogen rd, und gegen diese Theile wird das Cytoplasma fortwährend von nem abgegrenzt. Obwohl der Kern als Ganzes annähernd Kugelstalt beibehält, erfährt jedoch in vielen Fällen das Chromatinrüst eine Gestaltveränderung. Es wird von der Kernperipherie was zurückgezogen und in eine annähernd spindelförmige Gestalt bracht, deren einer Pol sich in den Schnabel fortsetzt (Fig. 22, , 26, Taf. XII). Zunächst stellt sich diese Zusammenziehung s Chromatins nicht in allen Kernen ein; auf den späteren Stadien rd sie viel häufiger (Fig. 26, 27, 28, Taf. XII) und deutet dann hrscheinlich an, dass die achromatischen Bestandtheile des Kernrüstes während der Sporenabgrenzung theilweise verbraucht und ihrer Masse reducirt werden. Dass solche Veränderungen irgende der Wirkung der Reagentien zuzuschreiben wären, ist mir ganz wahrscheinlich, da sie in Kernen, die nicht zur Sporenbildung reiten, nicht auftreten (Fig. 28, Taf. XII).

Die zwei bis fünf Kerne, aus denen die Sporen hervorgehen, chen den Process ganz gleichzeitig durch. Sie scheinen keine mte Lage im Ascus zu haben, doch sind sie ungefähr gleichin dem Ascusplasma vertheilt. Zuweilen trifft man zwei an

Alle acht Kerne machen ihre Anaphase gleichzeitig durch, und sind während des folgenden Ruhezustandes gar nicht von einander zu unterscheiden, diejenigen ausgenommen, die sich an der Wand befestigt haben.

Das Chromatin liegt meistens frei in der Kernhöhle, ist aber immer noch deutlich an der Kernwand befestigt, und zwar dort, wo die Centrosphäre sich befindet (Fig. 17, Taf. XI).

Worin man nun den Grund dafür zu suchen hat, dass einige Kerne zu Grunde gehen, während andere Sporen bilden, über diese Frage habe ich keine Klarheit erlangen können. Aber von jetzt an heben sich die Unterschiede zwischen beiden Kernarten ganz deutlich hervor. An den nicht sporenbildenden Kernen verschwinden rasch die Strahlen, während sich bei den übrigen ganz allmählich eine Zuspitzung auf der Polseite bemerkbar macht. Mit diesem Stadium beginnt die eigentliche Sporenbildung. Die Spitze des Kerns verlängert sich immer mehr, wodurch die Centrosphäre immer weiter von dem eigentlichen Kernleib entfernt wird.

Ob nun dieser Process durch einen Zug von Seiten der Centrosphäre verursacht wird, oder ob der Kern selbst eine solche Ausstülpung unter der Centrosphäre bildet, lässt sich nicht mit Sicherheit entscheiden. Wenn die Centrosphäre durch einen Zug auf den Kern wirkte, so wäre es nicht zu verstehen, wie der Kern im Cytoplasma so befestigt sein sollte, dass er den nöthigen Widerstand gegen diesen Zug leisten könne, als dessen Folge sich eine so starke Veränderung seiner Gestalt ergiebt. Die einfachste Erklärung des ganzen Vorgangs wäre gegeben, wenn man annähme, dass durch Druck von den nächstliegenden Radien des Asters der Kernleib von der Centrosphäre zurückgestossen würde, aber thatsächliche Beweise für eine solche Wirkung fehlen mir noch (Fig. 18, Taf. XI).

Wenn die so gebildete Spitze in einen schmalen, langen Schnabel ausgewachsen ist, der den Querdurchmesser des Kernleibs an Länge etwas übertrifft, hört das weitere Wachsthum auf. Dieser Schnabel stellt keine einfache Faser dar, sondern ein langes sc[illegible] Röhrchen,
welches in typischen Fällen sich nicht gleichmässi[illegible] sen ver-
jüngt, vielmehr aus erweitertem G[illegible] ras[illegible] ert un[illegible]
dann als ein cylindrisches Röhr[illegible] eres
wenigstens in einigen Fällen [illegible]
Basis dieses Röhrchens er[illegible]
zu der Centrosphäre ei[illegible]

ıbt auch jetzt noch eine Verbindung zwischen letzterem und der ıtrosphäre bestehen (Fig. 18, Taf. XI; Fig. 21, 23, Taf. XII). Dieses ziehen des Chromatins ist, solange sich der Zuspitzungsprocess am rne vollzieht, sehr deutlich zu sehen. Im unteren breiteren Theil Schnabels ist noch ein Stück des lockeren Kerngerüstes verten, weiter nach der Spitze hin wird es wohl auf einen einzigen schlungenen Faden reducirt. Hiermit ist ein positiver Nachweis ür erbracht, dass in dem ruhenden Kern (Fig. 17, Taf. XI) eine kliche mechanische Verbindung zwischen Centrosphäre und Kerntüst fortbesteht, denn die Thatsache, dass das Chromatin durch ı langen schmalen Schnabel mitfortgezogen wird, kann sicherlich läufig auf keine andere Weise erklärt werden. Ueber den Zweck ser Verbindung werde ich mich unten eingehender äussern; sie teht solange, als der Process der Sporenabgrenzung dauert.

Die Wand des Schnabels ist offenbar eine Fortsetzung der rnwand (Fig. 21, Taf. XII). Dass sie eine Neubildung ist, und ht etwa durch Ausstreckung der bereits existirenden Grenzschicht steht, wird durch die geringe Veränderung, welche die Gestalt übrigen Kernleibs aufweist, wahrscheinlich gemacht. Das esentliche bei der Schnabelbildung besteht darin, dass der romatin-Fortsatz mit seinem umgebenden Kernsaft herangezogen d, und gegen diese Theile wird das Cytoplasma fortwährend von ıem abgegrenzt. Obwohl der Kern als Ganzes annähernd Kugeltalt beibehält, erfährt jedoch in vielen Fällen das Chromatintüst eine Gestaltveränderung. Es wird von der Kernperipherie ras zurückgezogen und in eine annähernd spindelförmige Gestalt oracht, deren einer Pol sich in den Schnabel fortsetzt (Fig. 22, , 26, Taf. XII). Zunächst stellt sich diese Zusammenziehung Chromatins nicht in allen Kernen ein; auf den späteren Stadien rd sie viel häufiger (Fig. 26, 27, 28, Taf. XII) und deutet dann ıhrscheinlich an, dass die achromatischen Bestandtheile des Kernrüstes während der Sporenabgrenzung theilweise verbraucht und ihrer Masse reducirt werden. Dass solche Veränderungen irgendie der Wirkung der Reagentien zuzuschreiben wären, ist mir ganz ıwahrscheinlich, da sie in Kernen, die nicht zur Sporenbildung chreiten, nicht auftreten (Fig. 28, Taf. XII).

Die zwei bis fünf Kerne, aus denen die Sporen hervorgehen, n den Process ganz gleichzeitig durch. Sie scheinen keine te Lage im Ascus zu haben, doch sind sie ungefähr gleichdem Ascusplasma vertheilt. Zuweilen trifft man zwei an

Alle acht Kerne machen ihre Anaphase gleichzeitig durch, und sind während des folgenden Ruhezustandes gar nicht von einander zu unterscheiden, diejenigen ausgenommen, die sich an der Wand befestigt haben.

Das Chromatin liegt meistens frei in der Kernhöhle, ist aber immer noch deutlich an der Kernwand befestigt, und zwar dort, wo die Centrosphäre sich befindet (Fig. 17, Taf. XI).

Worin man nun den Grund dafür zu suchen hat, dass einige Kerne zu Grunde gehen, während andere Sporen bilden, über diese Frage habe ich keine Klarheit erlangen können. Aber von jetzt an heben sich die Unterschiede zwischen beiden Kernarten ganz deutlich hervor. An den nicht sporenbildenden Kernen verschwinden rasch die Strahlen, während sich bei den übrigen ganz allmählich eine Zuspitzung auf der Polseite bemerkbar macht. Mit diesem Stadium beginnt die eigentliche Sporenbildung. Die Spitze des Kerns verlängert sich immer mehr, wodurch die Centrosphäre immer weiter von dem eigentlichen Kernleib entfernt wird.

Ob nun dieser Process durch einen Zug von Seiten der Centrosphäre verursacht wird, oder ob der Kern selbst eine solche Ausstülpung unter der Centrosphäre bildet, lässt sich nicht mit Sicherheit entscheiden. Wenn die Centrosphäre durch einen Zug auf den Kern wirkte, so wäre es nicht zu verstehen, wie der Kern im Cytoplasma so befestigt sein sollte, dass er den nöthigen Widerstand gegen diesen Zug leisten könne, als dessen Folge sich eine so starke Veränderung seiner Gestalt ergiebt. Die einfachste Erklärung des ganzen Vorgangs wäre gegeben, wenn man annähme, dass durch Druck von den nächstliegenden Radien des Asters der Kernleib von der Centrosphäre zurückgestossen würde, aber thatsächliche Beweise für eine solche Wirkung fehlen mir noch (Fig. 18, Taf. XI).

Wenn die so gebildete Spitze in einen schmalen, langen Schnabel ausgewachsen ist, der den Querdurchmesser des Kernleibs an Länge etwas übertrifft, hört das weitere Wachsthum auf. Dieser Schnabel stellt keine einfache Faser dar, sondern ein langes schmales Röhrchen, welches in typischen Fällen sich nicht gleichmässig nach aussen verjüngt, vielmehr aus erweitertem Grunde sich rasch verschmälert und dann als ein cylindrisches Röhrchen fortsetzt, dessen äusseres Ende wenigstens in einigen Fällen wieder etwas erweitert wird. Von der Basis dieses Röhrchens erstreckt sich seiner ganzen Länge nach bis zu der Centrosphäre ein Fortsatz des Chromatingerüstes, und so

bleibt auch jetzt noch eine Verbindung zwischen letzterem und der Centrosphäre bestehen (Fig. 18, Taf. XI; Fig. 21, 23, Taf. XII). Dieses Mitziehen des Chromatins ist, solange sich der Zuspitzungsprocess am Kerne vollzieht, sehr deutlich zu sehen. Im unteren breiteren Theil des Schnabels ist noch ein Stück des lockeren Kerngerüstes vertreten, weiter nach der Spitze hin wird es wohl auf einen einzigen verschlungenen Faden reducirt. Hiermit ist ein positiver Nachweis dafür erbracht, dass in dem ruhenden Kern (Fig. 17, Taf. XI) eine wirkliche mechanische Verbindung zwischen Centrosphäre und Kerngerüst fortbesteht, denn die Thatsache, dass das Chromatin durch den langen schmalen Schnabel mitfortgezogen wird, kann sicherlich vorläufig auf keine andere Weise erklärt werden. Ueber den Zweck dieser Verbindung werde ich mich unten eingehender äussern; sie besteht solange, als der Process der Sporenabgrenzung dauert.

Die Wand des Schnabels ist offenbar eine Fortsetzung der Kernwand (Fig. 21, Taf. XII). Dass sie eine Neubildung ist, und nicht etwa durch Ausstreckung der bereits existirenden Grenzschicht entsteht, wird durch die geringe Veränderung, welche die Gestalt des übrigen Kernleibs aufweist, wahrscheinlich gemacht. Das Wesentliche bei der Schnabelbildung besteht darin, dass der Chromatin-Fortsatz mit seinem umgebenden Kernsaft herangezogen wird, und gegen diese Theile wird das Cytoplasma fortwährend von neuem abgegrenzt. Obwohl der Kern als Ganzes annähernd Kugelgestalt beibehält, erfährt jedoch in vielen Fällen das Chromatingerüst eine Gestaltveränderung. Es wird von der Kernperipherie etwas zurückgezogen und in eine annähernd spindelförmige Gestalt gebracht, deren einer Pol sich in den Schnabel fortsetzt (Fig. 22, 23, 26, Taf. XII). Zunächst stellt sich diese Zusammenziehung des Chromatins nicht in allen Kernen ein; auf den späteren Stadien wird sie viel häufiger (Fig. 26, 27, 28, Taf. XII) und deutet dann wahrscheinlich an, dass die achromatischen Bestandtheile des Kerngerüstes während der Sporenabgrenzung theilweise verbraucht und in ihrer Masse reducirt werden. Dass solche Veränderungen irgendwie der Wirkung der Reagentien zuzuschreiben wären, ist mir ganz unwahrscheinlich, da sie in Kernen, die nicht zur Sporenbildung schreiten, nicht auftreten (Fig. 28, Taf. XII).

Die zwei bis fünf Kerne, aus denen die Sporen hervorgehen, machen den Process ganz gleichzeitig durch. Sie scheinen keine bestimmte Lage im Ascus zu haben, doch sind sie ungefähr gleichmässig in dem Ascusplasma vertheilt. Zuweilen trifft man zwei an

einem Ascusende und einen an dem anderen. Ganz regelmässig ist die Abkehrung der Schnabelfortsätze von der Mitte des Schlauches d. h. sie liegen zwischen Kern und Ascuswand und von der grössten Plasmamasse weggekehrt.

Sobald der Schnabel seine definitive Länge erreicht hat, erfährt die Strahlensonne eine merkwürdige Umwandlung. Die Radien, die sich in der Richtung des Schnabels fortsetzen, fangen an von der Centrosphäre als Centrum nach dem Kern zu sich umzulegen, so dass dadurch annähernd ein Hohlkegel aus dem Aster zu Stande kommt, dessen Ansatzstelle die Centrosphäre bildet. Die so sich bewegenden Radien kommen mit den nächst benachbarten in Berührung. Sie verschmelzen und beginnen schnell in die Länge zu wachsen. Gleichzeitig erfolgt eine Rückwärtskrümmung nach dem Kerne, bis dadurch eine Art Schirm mit stark vertiefter Mitte zu Stande kommt, dessen Griff und Stock durch den Kern bezw. dessen Schnabel dargestellt wird. Ein optischer Durchschnitt dieses Stadiums ist in Fig. 19, Taf. XI und Fig. 20, Taf. XII gegeben. Zuerst scheint dieser Process sehr schnell vor sich zu gehen. Die Radien wachsen schneller als ihre Umbiegung sich vollstreckt, woher es kommt, dass der Schirmdurchmesser den Durchmesser der zukünftigen Spore an Länge zweimal oder noch mehr übertrifft.

Diese anfängliche Wachsthumsgeschwindigkeit wird zweifellos auf die Masse des Materials zurück zu führen sein, welche durch die Verschmelzung der bereits vorhandenen Radien zur Verfügung steht. Später kommt das Biegen und das Umlegen mehr zur Geltung, und nachdem die central liegenden Radien der ursprünglichen Sonne sich um etwa 90° gedreht haben, bilden die verschmolzenen Radien der umgestalteten Polstrahlung eine Art Glocke oder halbes Ellipsoid, dessen Mitte der Kern einnimmt und dessen Pol die Centrosphäre bildet (Fig. 21, 22, Taf. XII). In der Nähe der Centrosphäre repräsentiren die Radien bereits eine continuirliche, äussert dünne Schicht, wodurch das Protoplasma um den Kern vollständig und scharf gegen das Ascusplasma abgegrenzt wird. Sehr deutlich ist dies in solchen Fällen zu beobachten, wo durch osmotische oder sonstige Einflüsse, Störungen bei der Fixirung, der bereits abgegrenzte Theil der Spore etwas vom Ascusplasma zurückgezogen wurde (Fig. 21, Taf. XII). Die vollkommen glatte Oberfläche der Spore beziehungsweise des Ascusplasmas beweist, dass erstere auf dieser Stelle vollkommen vom letzteren durch eine Hautschicht

abgeschlossen ist, und dies noch, ehe die Abgrenzung der ganzen Spore sich vollzog. An dem Rande der Glocke aber stellen die Radien noch freie Fasern dar, die scheinbar immer langsamer in der Richtung fortwachsen, welche der Peripherie des angefangenen Ellipsoids entspricht (Fig. 23, 24, Taf. XII). Endlich treffen sie in einem Punkt zusammen, welcher der Centrosphäre gerade gegenüber liegt, und verschmelzen schliesslich sowohl mit ihren Enden als auch mit ihren Seiten.

Es wird in typischen Fällen eine fast genaue ellipsoidische Spore abgegrenzt, deren einen Pol die Centrosphäre einnimmt und in deren Brennpunkt ungefähr der Kern steht (Fig. 26, Taf. XII). Bekanntlich aber schwanken die Sporen von *E. communis* ziemlich bedeutend in ihrer Gestalt; die Fig. 24, 25, Taf. XII illustriren die diesbezüglichen Verhältnisse an kugeligen bis eiförmigen Sporen. Auch in sonst typischen ellipsoidischen Sporen kann der Kern in den beschriebenen Stadien nach der einen oder der anderen Seite zu verschoben werden (Fig. 23, Taf. XII).

Die Bewegung der Radien der Strahlensonne durch das Cytoplasma, wie sie in den Fig. 18, 19, Taf. XI und den Fig. 20, 21, Taf. XII dargestellt ist, scheint keinen Einfluss auf die Vertheilung des letzteren auszuüben. Wenigstens wird das Cytoplasma dadurch nicht nach dem Kern hin zusammengehäuft, wie man es fast erwarten könnte. In der eben abgegrenzten Spore weist das Cytoplasma keine besondere Dichtigkeit auf, es ist vielmehr durchaus nicht von den sonstigen Theilen des Ascusplasmas zu unterscheiden (Fig. 21, 28, Taf. XII). Erst später bei der Reifung ist eine Ansammlung von Reservestoffen in der Spore zu bemerken.

Auf die soeben beschriebene Weise wird die Spore durch die verschmolzenen Radien der Polstrahlung abgegrenzt, welche so eine kinoplasmatische Schicht um das Sporenplasma darstellen. Zuerst sind die primären Radien der Schicht als meridian verlaufende Rippen zu erkennen; auch um die Centrosphäre scheint das Häutchen viel dicker zu sein (Fig. 21—26, Taf. XII). Später aber war die Substanz ganz gleichmässig über die ganze Oberfläche der Spore vertheilt.

Wenn die Grenzschicht vollkommen ausgebildet ist, so ist es deutlich zu beobachten, dass ein osmotisch verschiedenes Häutchen zwischen Sporenplasma und Ascusplasma eingeschaltet ist. Fälle von theilweiser Plasmolyse des Sporenleibes findet man häufig, es ist

dann keine Spur einer gesonderten Sporenwand zu sehen (Fig. 29, Taf. XII). Das Ascusplasma mit vollständig glatter Oberfläche behält die ellipsoidische Form der Spore, während der Sporenleib zurückgezogen ist. Dass das kinoplasmatische Häutchen in enge Beziehung zu dem Sporenplasma tritt und wirklich die Hautschicht desselben darstellt, geht daraus hervor, dass solche Schrumpfungen nie eine Trennung von jener verursachen. In solchen Fällen, wo Plasmolyse stattgefunden hat, kann man auch leicht einen Unterschied zwischen der Oberfläche der Spore und derjenigen des Ascusplasmas wahrnehmen. Beide sind glatt, erstere jedoch ist viel dichter und homogener als letztere; auch speichert das Sporenhäutchen die blaue Farbe auf, während das Ascusplasma durchaus farblos bleibt.

Diejenigen Radien der ursprünglichen Polstrahlung, welche nach den eben beschriebenen Vorgängen zwischen Kern und Sporengrenze eingeschlossen bleiben, bewegen sich nicht nach aussen, um sich an der Bildung der Hautschicht zu betheiligen, vielmehr wachsen sie etwas in die Länge und erleiden eine schwache Krümmung, um sich der Gestalt der Spore anzupassen (Fig. 25, Taf. XII). In einigen Fällen lassen sie sich bis zur Basis des Kerns verfolgen. Manchmal scheinen sie durch schräg verlaufende Fasern miteinander und mit der sich bildenden Grenzschicht in Verbindung zu stehen, aber in solchen Fällen kann man nicht die Gewissheit haben, dass diese Erscheinung nicht durch das Cytoplasma, das sie durchziehen, verursacht wird. Bald nach der vollkommenen Abgrenzung der Spore fangen diese Radien an verschwommen zu werden, um dann gänzlich zu verschwinden, ohne dass man sagen kann, ob sie zurückgezogen werden oder ob sie in das Cytoplasma übergehen.

Währenddessen wird der schnabelförmige Fortsatz des Kerns immer schmäler, bis er zu einem sich blau färbenden Faden reducirt wird, in welchem Chromatin und Wand nicht mehr zu unterscheiden sind.

Die Centrosphäre bleibt als kleine sich tief färbende Scheibe noch an dem Sporenhäutchen haften und tritt desto deutlicher hervor, je mehr die Strahlung schwindet. Bald wird sie frei von der Grenzschicht und nach dem noch etwas zugespitzten Kernleib zurückgezogen. Sie kann nun als sattelförmige Verdickung auf der Spitze des Kerns sitzen oder wieder als einfache Scheibe auftreten (Fig. 27, 28, Taf. XII). Der Kern nimmt darauf allmählich seine ursprüngliche kugelige Gestalt wieder an, auf seiner einen Seite

bleibt die Centrosphäre noch fest anhaften. Zwischen der Centrosphäre und dem Pole der Spore kann man noch häufig einen Spalt im Cytoplasma beobachten, welcher der Lage des zurückgezogenen Schnabels entspricht (Fig. 28, Taf. XII).

Zu dieser Zeit ist das Chromatingerüst fast immer, wie zuvor schon mitgetheilt wurde, von der Peripherie des Kerns zurückgezogen und in der Mitte der Kernhöhle zu einem ziemlich dichten Netz zusammengeballt. Die Verbindung desselben mit der Centrosphäre ist immer noch sehr deutlich wahrzunehmen. Mit der Reifung der Spore hält die allmähliche regelmässige Vertheilung des Chromatins durch die Kernhöhle gleichen Schritt; es verliert einigermassen seine Orientirung in Bezug auf die Centrosphäre, obwohl eine besondere Befestigung des Kerngerüstes an dem Punkt der Kernwand, wo die Centrosphäre liegt, sogar in ziemlich ausgereiften Sporen noch zu erkennen ist. In einigen Fällen schien es fast, als ob die Centrosphäre durch die Kernwand gezogen worden wäre und nun innerhalb des Kerns liege, doch konnte diese Erscheinung auch darauf beruhen, dass diese Sphäre in eine Vertiefung der Kernwand eingesenkt war.

Die eigentliche aus Membranstoff bestehende Sporenwand wird erst ziemlich spät gebildet, nachdem der Kern in den vollen Ruhezustand übergegangen ist, und erst lange nachdem die Bildung der oben beschriebenen ersten Sporengrenzschicht sich vollzog. Die Sporenwand erscheint zuerst als eine dünne achromatische Schicht, welche allmählich an Dicke zunimmt, bis sie den fertigen Zustand, wie er in Fig. 30, Taf. XII wiedergegeben ist, erreicht hat. Die Sporenwand bei *Erysiphe* erhält niemals eine Verdickung oder Färbung, wie wir sie von den Sporen vieler Pyrenomyceten und Discomyceten kennen; auch fehlt ihr jegliche Spur eines Anhängsels. Der Mangel an solchen Schutzvorrichtungen bei *Erysiphe* wird dadurch ersetzt, dass das Perithecium unversehrt bleibt und Ascen und Sporen bis zu dem Augenblicke schützt, wo die Keimungsperiode für letztere erreicht ist. Nach den Beobachtungen Galloway's[1]) an *Uncinula spiralis* soll das Ausstossen der Ascen aus den Perithecien erst im folgenden Frühjahr stattfinden. Wie die eigentliche Sporenwand aus der ersten Grenzschicht gebildet wird, habe ich nicht feststellen können. Der Vorgang wird hier

1) B. S. Galloway, Observations on the Development of *Uncinula spiralis*. Botan. Gazette, vol. XX, p. 490. Nov. 1895.

höchst wahrscheinlich derselbe sein, wie ihn Strasburger[1]) für die Bildung einer Scheidewand aus einer Zellplatte bei den höheren Pflanzen beschreibt. Wahrscheinlich wird die zuerst gebildete Schicht, die Zellplatte, direct in das Material der Zellwand umgewandelt, jene verdickt sich dann nachträglich.

Durch erneutes Studium solcher Präparate von *Peziza Stevensoniana* und von *Ascobolus furfuraceus*, welche frühere Stadien der Sporenbildung zeigen, habe ich festgestellt, dass auch dort die Polstrahlung der letzten Theilungsfigur in eine Grenzschicht für die junge Spore umgewandelt wird. Die Verhältnisse liegen da viel ungünstiger als bei *Erysiphe*, und zwar deshalb, weil stark sich färbende Reservestoffe im Cytoplasma vorhanden sind. Schnitte, welche man nach der Flemming'schen Methode gefärbt hat, müssen sehr stark mit Orange ausgewaschen werden, bis das Cytoplasma eine schwache bräunliche Färbung zeigt. In gelungenen Präparaten erhält man dann sehr instructive Bilder.

Die Vorgänge im Ascus bei den genannten Gattungen sind durch die Geschwindigkeit, mit der sich die Sporenentwickelung vollziehen muss, sehr beeinflusst, denn hier bringt jeder Ascusfruchtkörper nicht nur eine einzige Reihe von Ascen wie bei *Erysiphe* hervor, sondern mehrere Serien, die nacheinander aus den ascogenen Hyphen hervorsprossen, reifen und ihre Sporen abschleudern. Wie bereits hervorgehoben wurde, schneiden die Spindelachsen der dritten Theilungsfigur bei den genannten Gattungen die Längsachse des Ascus ungefähr rechtwinklig. Die jungen Tochterkerne behalten eine Zeit lang ihre gegenseitige Lage an den Polen der Mutterkernspindel bei. Der Regel bei den ersten und zweiten Theilungen entgegen, bleibt die Centrosphäre auf der Polseite des jungen Tochterkerns; sofort, ehe der Tochterkern eine Kernmembran erhalten hat, rückt die Centrosphäre mit den sie umgebenden Strahlen nach der Peripherie des Ascus hin. Sie bleibt aber noch mit dem Tochterkern in Verbindung, weshalb dessen Chromatinmasse in einen dünnen Faden auf der Polseite ausgezogen wird. Das ganze erhält dann eine etwas kegelförmige Gestalt mit einem lang ausgezogenen Schnabel (Fig. 31, Taf. XII). Die Centrosphäre entfernt sich immer weiter von dem Kern, bis sie endlich fast auf der Ascus-

1) Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche, p. 173—175. Jena 1888.

wand zu liegen kommt. Die Umgestaltung der Strahlensonne schreitet gleichzeitig fort und, wenn sich die Centrosphäre der Ascuswand nähert, sind die Radien bereits um 90^0 gedreht und der Peripherie der jungen Spore entsprechend etwas gewachsen (Fig. 32, Taf. XII).

Bis jetzt sind die Schwesterkerne in ihrer gegenseitigen Lage geblieben. Zwischen den beiden ist ein vacuolenartiger Raum zu sehen, der der Kernhöhle des Mutterkerns entspricht; in diesem Raum liegt der Ueberrest des Kernkörperchens des Mutterkerns. Die Längsachse der Schnabelfortsätze läuft ungefähr parallel mit der Achse der früheren Mutterkernspindel. Mit dem weiteren Auswachsen der Grenzschicht verschieben sich die beiden Kerne, und zwar der eine nach oben, der andere nach unten im Ascus, damit die Sporen endlich in eine Reihe zu liegen kommen. Die weitere Abgrenzung der Sporen vollzieht sich gerade so wie bei *Erysiphe*. Wenn die Hautschicht ihre vollkommene Ausbildung erhalten hat, wird der Schnabel auf den Kern zurückgezogen, gleichzeitig umgiebt sich der Kern mit einer Kernmembran, auf welche die Centrosphäre zu liegen kommt (Fig. 33, Taf. XII). Das Chromatin bleibt noch durch einen deutlichen Strang mit der Centrosphäre in Verbindung. Dann geht allmählich die noch zusammengedrängte Chromatinmasse in ein Gerüst über, das Kernkörperchen wird sichtbar und der Kern erreicht den fertig ausgebildeten Ruhezustand. Später kommt die Anlage des Anhängsels und der eigentlichen Sporenwand zum Vorschein, gerade wie ich es zuvor beschrieben habe. Als Bilder dieser Stadien können meine älteren Figuren 24 u. 25[1]) noch dienen.

Wie erwähnt wurde, beginnt die Anhäufung von Reservestoffen um den Sporenkern, noch ehe die Abgrenzung der Spore begonnen hat. Dies stellt einen wesentlichen Unterschied zwischen *Peziza* und *Erysiphe* dar, da bei letzterer die Ansammlung der Reservestoffe für die Spore erst dann anfängt, wenn die Sporenwand ausgebildet ist. Bei *Peziza* bilden diese Stoffe endlich zwei grosse Oeltropfen in den Sporenenden, zwischen denen der Kern liegt.

Die Vorgänge bei der Sporenabgrenzung sind wesentlich dieselben für *Peziza* und *Ascobolus*. Die Figuren beziehen sich auf

---

1) Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., 1895, Taf. XXVII.

Peziza Stevensoniana. Die Abweichungen von denselben Vorgängen bei *Erysiphe* sind interessant, da sie zeigen, dass die Ausbildung einer kinoplasmatischen Grenzschicht um die Spore sich vollziehen kann, ehe der Tochterkern vollkommen entwickelt oder mit einer Membran umgeben ist. Auch ist damit ein weiterer Beweis geliefert, dass der wesentliche Moment in der Schnabelbildung bei *Erysiphe* die Erhaltung einer unmittelbaren Verbindung zwischen Centrosphäre und Chromatin ist.

Da die geschilderten Vorgänge bei der Sporenbildung im Wesentlichen auf dieselbe Weise in den ziemlich weit entfernten Gruppen der Erysipheen und Pezizeen verlaufen, dürfen wir vielleicht annehmen, dass der Process ein ziemlich verbreiteter unter den Ascomyceten ist.

Der Begriff eines besonderen plastischen Elementes in der pflanzlichen Zelle ist von Strasburger eingeführt worden. Er hat dieses Element zuerst als formatives Cytoplasma[1]) gedeutet und dafür später die Bezeichnung Kinoplasma[2]) vorgeschlagen. Er beschreibt dasselbe als „denjenigen hyalinen Bestandtheil des Protoplasmas, an dem sich die activen Bewegungsvorgänge abspielen, dessen Bewegungen aber unter dem Einfluss der kinetischen Centren stehen". Soweit es sich um Theilungsfiguren handelt, scheint das Kinoplasma dem Archoplasma Boveri's[3]) zu entsprechen.

Das Kinoplasma bildet die Spindel und Verbindungsfasern, die Astrosphäre und Aster, das Mundstück und die Cilien der Schwärmsporen, den vorderen Abschnitt und die Cilien der pflanzlichen Spermatozoiden[4]).

Strasburger findet, dass bei *Oedogonium*[5]) in Zellen, die sich zur Schwärmerbildung anschicken, der Kern seine centrale Lage verlässt und sich nach derjenigen Stelle der Zelle hinbewegt, an welcher die Mundstelle der Schwärmspore gebildet werden soll. Hier sammelt sich das Kinoplasma an, und am Rande des so ge-

---

1) Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen, p. 108. 1884.

2) Histol. Beiträge, Heft IV. Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung, p. 60. 1892.

3) Ueber die Befruchtung der Eier von *Ascaris megalocephala*. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. in München, Bd. III, Heft 2. 1887.

4) l. c., p. 62—131.

5) l. c., p. 62—66.

bildeten Mundstücks wachsen die Cilien hervor. Gleichzeitig zieht sich der Zellleib etwas zusammen und um denselben wird eine neue Hautschicht gebildet, es liegt also Vollzellbildung vor.

Bei der Bildung der Schwärmer von *Vaucheria*[1]) wird ebenfalls die alte Hautschicht abgestossen. Das Kinoplasma sammelt sich im Umkreis der Sporenanlage und zieht sich als chlorophyllfreier Saum um die ganze Schwärmspore hin. Die eiförmigen Zellkerne liegen mit ihren Längsachsen senkrecht zur Oberfläche dieser kinoplasmatischen Schicht, indem sie ihr schmaleres Ende nach aussen kehren. Genau vor diesem Ende an der Oberfläche des Saums liegt ein Knötchen, dem ein Cilienpaar entspringt.

Auf Grund einer sehr umfangreichen Reihe von Untersuchungen stellte Strasburger fest, dass überall die Bewegungsorgane der Schwärmer und Spermatozoiden kinoplasmatischer Natur sind. Auch bei der Bildung von Schwärmsporen, Gameten, Spermatozoiden und Eiern, d. h. überall da, wo mit dem Vorgang die Erzeugung einer ganz neuen Individualität verbunden ist, wird die Hautschicht des Sporangiums, beziehungsweise der Mutterzelle, von der Umbildung ausgeschlossen[2]).

Obwohl ich keine morphologischen Beziehungen zwischen den Sporangien der Algen und dem Ascus annehme, bin ich der Meinung, dass die Vorgänge bei der Sporenbildung im Ascus sich an die eben beschriebenen Beobachtungen sehr eng anschliessen. Die Bewegungen der kinoplasmatischen Radien, durch welche die Strahlensonne sich in eine Grenzschicht für die neue Ascusspore umwandelt, lassen sich am besten durch die Annahme erklären, dass ihre Substanz dieselbe ist wie bei den Cilien, und dass sie sowohl als Polstrahlung als auch als Cilien unter den nöthigen Bedingungen dieselbe Bewegungskraft hat. Auch der Schluss, dass bei der Umwandlung einer vegetativen Zelle in eine oder mehrere Fortpflanzungszellen das Abstossen der alten Hautschicht und das Auftreten einer neuen, wesentliche Momente sind, lässt sich auf die bestimmteste Weise bei den Vorgängen im Ascus bestätigen.

Wie von Strasburger hervorgehoben wird[3]), besteht eine

---

1) l. c., p. 66.

2) l. c., p. 65.

3) Histol. Beiträge, Heft V. Ueber die Wirkungssphäre der Zellkerne und die Zellgrösse, p. 98. 1893.

besondere Aufgabe des Kinoplasmas in der Trennung der Plasmamassen der Tochterkerne durch Bildung einer Zellplatte. Hierin äussert sich seine Gestaltungskraft, und zwar vielleicht am ausgeprägtesten bei der Bildung der glocken- und ringförmigen Zellplatten, die in den Antheridien der Farne vorkommen.

Bei der gewöhnlichen Zelltheilung werden diejenigen Fasern der Kernspindel, welche nach vollzogener Vertheilung der Chromosomen an die Spindelpole, zurückblieben, allmählich zahlreicher. Auf diese Weise erweitert sich die ganze Spindel, bis sie den Durchmesser der Mutterzelle ausfüllt. Mit der Vollendung dieses Processes beginnen die einzelnen Fasern in der Mitte verdickt zu werden. Die ganze Reihe dieser Verdickungen liegt genau in der Ebene der zu bildenden Scheidewand. Die so erzeugten Knoten werden immer grösser, bis sie miteinander in Berührung kommen, um endlich zu verschmelzen und die continuirliche Zellplatte zu bilden. Aus dieser Zellplatte geht die Scheidewand hervor, deren beide Seiten mit den neuen Hautschichten belegt erscheinen [1]).

Obwohl der Process hier vermuthlich anders ist als bei der freien Zellbildung im Ascus und jene Vorgänge in sehr weit von einander getrennten Pflanzengruppen sich vollziehen, so ist doch der Vergleich in einigen Punkten von Interesse. Der Zweck bleibt in beiden Fällen derselbe, nämlich das Durchschneiden einer Protoplasmamasse, um eine neue Tochterzelle abzugrenzen, und in beiden Fällen wird diese Aufgabe von den Kinoplasmafasern ausgeführt. Im ersteren Falle sind zwei Tochterzellen von einander zu trennen, und ist das betheiligte Kinoplasma auf diese beiden Zellen in ziemlich gleichen Mengen zu vertheilen. Im Ascus dagegen ist eine Tochterzelle aus einer grösseren Protoplasmamasse heraus zu trennen, das Kinoplasma muss in der Tochterzelle bleiben. Obwohl die Form der Zellplatte in beiden Fällen verschieden ist, so haben wir es doch jedesmal mit einer von dem Kinoplasma gebildeten Grenzschicht zu thun. Dass zwischen den zwei Tochterkernen die Kinoplasmafasern sich in der Aequatorialgegend ansammeln, um sich hier in gleiche Hälften zu theilen, während im Ascus die Fasern der Länge nach an die Peripherie der Tochterzelle zu liegen kommen, scheint nur der einfachste Ausdruck für die verschiedenen

---

1) E. Strasburger, Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche, p. 146 bis 184. 1888.

Verhältnisse zu sein, welche diese Processe bedingen. Ich halte es bei der Vergleichung für weniger bedeutungsvoll, dass in dem einen Falle eine Hautschicht um die ganze Spore gebildet wird, während in dem anderen die Tochterzelle grösstentheils von der Hautschicht der Mutterzelle begrenzt bleibt, denn das Grössenverhältniss der neuen zur alten Hautschicht in einer Zelle kann sehr stark variiren. Man vergleiche die Zelltheilungen bei der Bildung der Spaltöffnungen von *Aneimia* oder bei der Bildung der bereits erwähnten Farnantheridien[1]) mit den gewöhnlichen vegetativen Zelltheilungen. Es ist sehr gut möglich, dass bei der Abgrenzung der Eizelle im Embryosack eine vollkommene kugelige Zellplatte auch von den Verbindungsfasern ausgebildet wird. Wenn wir mit Van Beneden[2]) die Summe der Strahlen um eine Centrosphäre als aus zwei Kegeln „cones antipodes“ und „cones principaux“ bestehend uns vorstellen, was mit den Verhältnissen bei der Spindelbildung hier, wie es aus den Fig. 4 u. 5, Taf. XI zu ersehen ist, gut übereinstimmt, dann sind wir zu dem Ausspruch berechtigt, dass beim Ascus der Antipodenkegel diejenige Function der Zellplattenbildung übernimmt, welche bei der gewöhnlichen Zweitheilung von dem Spindelkegel ausgeführt wird. Dies halte ich nämlich für den wesentlichsten Unterschied zwischen den beiden Processen; dieser Umstand schliesst auch die Annahme eines phylogenetischen Zusammenhangs beider Processe aus. Gerade dieser Austausch der Functionen aber liefert den allerbesten Beweis dafür, dass Polstrahlen und Spindelfasern in ihrer Natur vollkommen gleichwerthig sind, und hierdurch erfährt die Annahme der Einheitlichkeit der kinoplasmatischen Substanz eine weitere Stütze.

Trotz der soeben hervorgehobenen Aehnlichkeiten in der wesentlichen Natur der betreffenden Processe bei der Abgrenzung junger Tochterzellen, müssen wir doch die Bildung einer Zellplatte durch Umgestaltung der Polstrahlung für einen höchst eigenartigen Vorgang halten. Soviel mir bekannt ist, ist sie bisher nirgendwo bei pflanzlichen oder thierischen Zellen beobachtet worden. Bekanntlich tritt uns der Typus der freien Zellbildung, wie er sich im Ascus vollzieht, nur noch in dem Embryosacke der Phanerogamen entgegen. Auch dort handelt es sich um Kerne, die in ihren ge-

1) E. Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung, III. Aufl., p. 125—129.

2) Nouvelles Recherches u. s. w. Bull. Acad. Roy. de Belg. 1887.

wöhnlichen vegetativen Theilungen regelmässig die typischen Zellplatten zur Ausbildung bringen. Die am besten bekannten Fälle sind die von Strasburger beschriebenen Abgrenzungen der Keimzellen von *Ephedra*[1]). Hier stellt das Cytoplasma einen Kranz von Fasern um den ganzen Kern dar, welche alle senkrecht zur Kernoberfläche stehen. Diese Fasern sind von ziemlich gleicher Länge und auf ihren Enden bildet sich die kugelige Zellplatte aus.

Hinsichtlich der Polstrahlungen durch das Cytoplasma, ist eine Beobachtung von Treub[2]) sehr wichtig. Treub weist nämlich nach, dass in den Fällen, wo die zu bildende Zellplatte sehr gross ist, das System der Verbindungsfasern von einer Seite der Mutterzelle nach der anderen Seite allmählich hinüber wandern kann, um so eine Zellplatte durch den ganzen Durchmesser der Mutterzelle zu bilden. Der hier in Betracht kommende Fall ist sehr verschieden von demjenigen im Ascus. Bei beiden aber zeigt sich die Eigenschaft der Kinoplasmafasern, sich durch das Protoplasma fort zu bewegen, ohne ihre bestimmte Form und Selbstständigkeit zu verlieren. Beispiele dieser Art sind in thierischen Zellen häufig bekannt. Freilich besteht doch der Unterschied, dass bei dem Zurückschlagen der Polstrahlung im Ascus jeder Strahl sich selbstständig bewegen muss, während dort die ganze Strahlung als Einheit sich bewegt.

Die Annahme, dass das Kinoplasma ein specifischer Bestandtheil der Zelle und nicht nur radial angeordnetes Cytoplasma ist, erklärt, meiner Ansicht nach, am besten die Vorgänge bei der Sporenbildung im Ascus. Das Studium der vollkommen entwickelten Polstrahlung zeigt, dass die einzelnen Radien sich in ihrer Consistenz und Tingirbarkeit von dem umgebenden Cytoplasma unterscheiden. In gelungenen, nach der Flemming'schen Methode gefärbten Präparaten stellen sie sich homogen blau bis violett färbende Fäden dar, während das Cytoplasma vollständig farblos bleibt oder sich schwach bräunlich färbt.

Wollte man etwa annehmen, eine dem Magnetismus vergleichbare Kraft sei es, welche die radiale Anordnung der Cytoplasmakörner um ein Centrum verursache, so würde dadurch in keiner

1) Zellbildung und Zelltheilung, III. Aufl., p. 45.

2) Quelques Recherches sur le Rôle du Noyau dans la Division des Cellules. Veget. Natuurh. Verh. Koninkl. Akad. Decl. XIX, p. 28.

Weise erklärt, dass so entstandene Radien sich auch zurückbiegen können und dass sie zu einer ellipsoidischen Schicht verschmelzen, deren einzigen Pol das frühere Centrum bildet.

Der beste Beweis aber, dass diese Strahlen nicht einfaches Cytoplasma sind, wird dadurch gegeben, dass unmittelbar nach ihrer Verschmelzung die so gebildete Hülle sich als osmotisch verschieden gegen das Cytoplasma des Ascus aufweist, und so auf die bestimmteste Weise zeigt, dass sie eine eigenartige Schicht ist, welche das Cytoplasma der Spore aus dem Cytoplasma des Ascus eliminirt und sich mit ersterem innig verbunden hat. Nach wie vor sind die so getrennten Cytoplasmamassen gar nicht von einander zu unterscheiden. Eine mechanische Erklärung für diese Vorgänge zu geben, sind wir nicht im Stande, und können nur sagen, dass sie von dem Kinoplasma auf eine Weise ausgeführt werden, welche sich wahrscheinlich am nächsten mit activen Bewegungen von Cilien vergleichen lässt.

Weiter scheinen mir die betreffenden Vorgänge darauf hinzuweisen, dass wir es im Kinoplasma nicht mit einer etwa gleichmässig durch das Cytoplasma vertheilten Substanz zu thun haben, die sich zur Zeit der Theilung nur sammelt, um die Gestalt der Pol- und Spindelfasern anzunehmen. Denn während der Zeit der Sporenbildung findet sicher eine beträchtliche Vermehrung des Kinoplasmas statt, da die Substanz der Polstrahlen bestimmt nicht hinreichen würde, um die ganze Grenzschicht der Spore zu bilden. Aus dem Studium der Stadien, welche in Fig. 19, Taf. XI und in den Fig. 20—26, Taf. XII dargestellt sind, scheint es mir hervorzugehen, dass die Bildung dieser Grenzschicht vom Centrum aus stattfindet. Die Grenzschicht ist an dieser Stelle dicker und stärker tingirbar in Folge der Ansammlung von Substanz, welche sich nun allmählich nach der Peripherie hin ausbreitet. Dieser Unterschied besteht fort, bis die Centrosphäre und der Kernschnabel zurückgezogen sind. Erst dann wird die ungleiche Dicke der Grenzschicht allmählich ausgeglichen, bis schliesslich das Material des Häutchens ganz gleichmässig in die Peripherie der Spore vertheilt erscheint. Es ist nicht zu bezweifeln, dass irgend eine Wirkung vom Centrum ausgeht, durch welche die Gestalt der Spore bestimmt wird. Ich glaube mir dies am besten dadurch zu erklären, dass ich ein Wachsthum des Kinoplasmas vom Centrum aus annehme. Trifft dies für die Sporenbildung zu, so dürfen wir vielleicht ebenfalls annehmen, dass bei der Entwickelung der Polstrahlen während

Fig. 25. Sporengrenzschicht fertig. Schnabel und Strahlen noch vorhanden.

Fig. 26. Typisch ellipsoidische Spore mit fertiger Grenzschicht.

Fig. 27. Kernschnabel zurückgezogen. Centralkörperchen sattelförmig. Chromatin von der Kernwand zurückgezogen.

Fig. 28. Schnitt durch das Ende eines Ascus mit einer Spore und daneben mit einem nicht sporenbildenden Kern.

Fig. 29. Spore plasmolysirt. Kern mit zusammengezogenem, stark ausgewaschenem Chromatin und roth gefärbten Centralkörperchen und Nucleolus.

Fig. 30. Fast reife Spore mit ausgebildeter Sporenwand. Chromatin noch auf der Kernwand, dem Centralkörperchen gegenüber, deutlich befestigt.

Fig. 31. *Peziza Stevensoniana*. Zwei junge Tochterkerne der dritten Generation mit ausgebildeten Schnäbeln und Polstrahlen. Kernwand noch nicht gebildet. Das Kernkörperchen des Mutterkerns liegt noch zwischen den Tochterkernen.

Fig. 32. Umgestaltung der Polstrahlung, um die Sporengrenzschicht zu bilden.

Fig. 33. Junge Spore. Schnabel zurückgezogen, punktförmiges Centralkörperchen auf der Kernwand.



sphäre bei ruhenden Kernen beschrieben, welche auf eine dung zwischen Chromatin und Centrosphäre zurückzuführen Die stets enge Beziehung zwischen Kern und Centrum ist im auffallend und in allen Stadien von der ersten Theilung zur Spore leicht nachweisbar. Dass eine solche Beziehung aber überall zu bestehen braucht, lehren die Beobachtungen denhain's[1]) an den Leucocyten, wo Kern und Centrum hmal weit entfernt von einander liegen. Doch ist es möglich, bei den beweglichen Leucocyten das Strahlensystem einen tanten Zustand erreicht hat, welcher bei den meisten Zellen t vorhanden ist. Hierfür spricht der Umstand, dass Heidenn sein Radiensystem in den ruhenden Stadien der Leucocyten beobachten vermochte, während, wie Boveri betont hat[2]), gewöhnlich Strahlensonnen nur bei den Theilungsstadien zu den sind.

Die Vorgänge bei der Sporenbildung berechtigen uns zu dem hluss, dass das Kinoplasma, welches in der Polstrahlung der tzten Theilungsfigur vorhanden war, zusammen mit neu gebildetem aterial derselben Art durch Umgestaltung der Strahlensonne in in Häutchen für die neue Zelle verwendet wird. Dieses Häuthen ist mit dem Cytoplasma der Spore innig verbunden und ungirt dann zugleich als Hautschicht für die junge Zelle. Ob die so gebildete Grenzschicht ihre kinoplasmatische Natur später verliert und in das Cytoplasma übergeht, lässt sich nicht direct erweisen. Es macht in vielen Fällen den Eindruck, als ob das Kinoplasma, mit Ausnahme des Centralkörperchens, nur zur Zeit der Theilung, oder etwa um die Aufgabe der Zellplattenbildung oder Cilienbildung zu vollziehen, zum Vorschein käme, um dann in das Cytoplasma und vielleicht in das Kernkörperchen überzugehen.

Obwohl Boveri[3]) behauptet, dass das Archoplasma ein dauernder Bestandtheil des Ascariseies ist, giebt er doch zu, dass die Verhältnisse in den meisten Fällen, mit Ausnahme von *Noctiluca,*

---

1) M. Heidenhain, Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. XLIII, p. 503.

2) Th. Boveri, Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung leeigel-Eies, p. 42. 1895.

3) l. c., p. 40.

druck der specifischen Reizbarkeit sind". Bei den Amöben und Plasmodien der Myxomyceten werden die Bewegungen von der Hautschicht eingeleitet und activ ausgeführt, während das Körnerplasma passiv nachströmt. Diese Resultate, welche Beobachtungen an Siphoneen ergaben, sind sicher von grosser Tragweite für die Auffassung der reizbaren Structuren und ihrer Functionen in der Zelle. Es heisst bei Noll[1]) weiter: „Mit viel Wahrscheinlichkeit schreibt man ja der Zellkernsubstanz, speciell dem Nuclein, die Eigenschaft zu, Träger der sogenannten Vererbung zu sein. Wenn dem wirklich so ist, dann ist aber sein Einfluss auf die Gestalt nur so möglich, dass der Zellkern eine ganz besonders beschaffene Hautschicht im Zellleben bedingt, und in deren Stimmungen und Reizauslösungen dasjenige zum Ausdruck bringt, was man die ererbten Eigenthümlichkeiten nennt". Noll erkennt also in dem Kern den Träger der ererbten Eigenschaften und stellt sich die Hautschicht in ihren Reactionen auf äussere Reize, als von dem Kern abhängig vor, d. h. die Fähigkeit auf äussere Reize zu reagiren, liegt in der Hautschicht, deren ausschlaggebende Beschaffenheit aber wird von dem Kern bedingt.

In dem Kinoplasma erblickt Strasburger[2]) das Agens, durch dessen Vermittlung der Kern auf die Thätigkeiten der Hautschicht einwirkt. Er sagt, dass gerade so, wie bei der Kerntheilung, die Reizanstösse, die von den Centren ausgehen, vom Kinoplasma fortgeleitet werden und die Theilungsebene der Zelle bestimmen, es sich auch denken lasse, dass vom ruhenden Kern Reizanstösse doppelter Art durch das Kinoplasma fortgeleitet werden, „formativer Art, um die specifische Gestaltung des betreffenden Organismus zu bestimmen, und nutritiver, um die Functionen des Körnerplasmas anzuregen, beziehungsweise zu beeinflussen. Die nutritiven Anstösse würden sich im Körnerplasma erschöpfen, die formativen bis zur äusseren Hautschicht reichen müssen."

Eine auffallende Verkörperung von Strasburger's Begriff, des ruhenden Kerns als Centrum, von welchem die Gestaltungskräfte durch das Kinoplasma fortgeleitet werden, begegnen wir bei der Sporenbildung im Ascus. Freilich bestehen diese Verhältnisse nur zur Zeit der Sporenabgrenzung, während die kino-

1) l. c., p. 59.
2) Histol. Beiträge V, p. 98 f.

Centrosphäre bei ruhenden Kernen beschrieben, welche auf eine Verbindung zwischen Chromatin und Centrosphäre zurückzuführen ist. Die stets enge Beziehung zwischen Kern und Centrum ist im Ascus auffallend und in allen Stadien von der ersten Theilung zur reifen Spore leicht nachweisbar. Dass eine solche Beziehung aber nicht überall zu bestehen braucht, lehren die Beobachtungen Heidenhain's[1]) an den Leucocyten, wo Kern und Centrum manchmal weit entfernt von einander liegen. Doch ist es möglich, dass bei den beweglichen Leucocyten das Strahlensystem einen constanten Zustand erreicht hat, welcher bei den meisten Zellen nicht vorhanden ist. Hierfür spricht der Umstand, dass Heidenhain sein Radiensystem in den ruhenden Stadien der Leucocyten zu beobachten vermochte, während, wie Boveri betont hat[2]), für gewöhnlich Strahlensonnen nur bei den Theilungsstadien zu finden sind.

Die Vorgänge bei der Sporenbildung berechtigen uns zu dem Schluss, dass das Kinoplasma, welches in der Polstrahlung der letzten Theilungsfigur vorhanden war, zusammen mit neu gebildetem Material derselben Art durch Umgestaltung der Strahlensonne in ein Häutchen für die neue Zelle verwendet wird. Dieses Häutchen ist mit dem Cytoplasma der Spore innig verbunden und fungirt dann zugleich als Hautschicht für die junge Zelle. Ob die so gebildete Grenzschicht ihre kinoplasmatische Natur später verliert und in das Cytoplasma übergeht, lässt sich nicht direct erweisen. Es macht in vielen Fällen den Eindruck, als ob das Kinoplasma, mit Ausnahme des Centralkörperchens, nur zur Zeit der Theilung, oder etwa um die Aufgabe der Zellplattenbildung oder Cilienbildung zu vollziehen, zum Vorschein käme, um dann in das Cytoplasma und vielleicht in das Kernkörperchen überzugehen.

Obwohl Boveri[3]) behauptet, dass das Archoplasma ein dauernder Bestandtheil des Ascariseies ist, giebt er doch zu, dass die Verhältnisse in den meisten Fällen, mit Ausnahme von *Noctiluca*,

---

1) M. Heidenhain, Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre [illegible]ehungen zum Kern und Zellenprotoplasma. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. XLIII,

[illegible]

[illegible]overi, Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung [illegible] 42. 1895.

der Prophase die Radien auf dieselbe Weise vom Centrum auswachsen.

Dass der Kern bei der Bildung der kinoplasmatischen Grenzschicht eine wichtige Rolle spielt, ist aus der eigenartigen Einrichtung des Schnabelfortsatzes zu schliessen, durch den der Kern und die Centrosphäre während des ganzen Processes miteinander innig verbunden bleiben. Nur durch die Annahme einer solchen beiderseitigen Betheiligung des Chromatins und des Centralkörperchens an der Strahlenbildung ist eine Erklärung dieser merkwürdigen Structur zu geben. Es liegt hier ein Beispiel des sichtbaren Zusammenwirkens eines ruhenden Kerns und dessen Centrosphäre vor, wie es kaum anderswo zu finden ist. Ich habe bereits hervorgehoben, dass ich mich nicht von der Selbstständigkeit der Centrosphäre bei den Ascuskernen überzeugen konnte. Es ist wohl möglich, dass den eben besprochenen Bauverhältnissen gemäss, die Centrosphäre nichts anderes als den Vermittelungspunkt zwischen Kern und Cytoplasma darstellt, von welchem das im Kern gebildete Kinoplasma sich verbreitet, um dann die formativen Gestaltungsprocesse in der Zelle auszuführen. Das Centralkörperchen, welches noch in den reifen Sporen zu finden ist und gegen welches die Kernelemente noch immer mehr oder weniger deutlich gerichtet erscheinen, wird möglicher Weise nur ein Ueberrest des Kinoplasmas darstellen, das dauernd den Verbindungsweg zwischen Kern und Cytoplasma kennzeichnet. Hiermit will ich nicht, wie ich bereits hervorgehoben habe, der Thatsache widersprechen, dass in manchen Fällen dieses Körperchen als Centrum eines Strahlensystems einen höchst charakteristischen und complicirten Bau aufweisen kann.

Ein weiteres Beispiel der deutlichen Verbindung eines Tochterkerns mit seiner Sphäre noch zum Schluss der Anaphase ist von Strasburger[1]) bei *Sphacelaria* beobachtet worden. Er sagt: „Die jungen Tochterkerne bleiben längere Zeit an ihrer Polseite zugespitzt. In Berührung mit dieser Spitze kann man die Astrosphäre mit ihrem Centrosom finden. Dort wird die Kernwand erst spät ausgebildet und sie fehlt zunächst auch noch, wie unsere Fig. 7, Taf. XI zeigt, nach dem Auftreten des Kernkörperchens." Rabl[2]) hat bekanntlich auch eine Einstellung der Kernelemente gegen die

1) Histol. Beiträge, IV, p. 56.

2) Ueber Zelltheilung. Anatomischer Anzeiger 1889, p. 323.

Centrosphäre bei ruhenden Kernen beschrieben, welche auf eine Verbindung zwischen Chromatin und Centrosphäre zurückzuführen ist. Die stets enge Beziehung zwischen Kern und Centrum ist im Ascus auffallend und in allen Stadien von der ersten Theilung zur reifen Spore leicht nachweisbar. Dass eine solche Beziehung aber nicht überall zu bestehen braucht, lehren die Beobachtungen Heidenhain's[1]) an den Leucocyten, wo Kern und Centrum manchmal weit entfernt von einander liegen. Doch ist es möglich, dass bei den beweglichen Leucocyten das Strahlensystem einen constanten Zustand erreicht hat, welcher bei den meisten Zellen nicht vorhanden ist. Hierfür spricht der Umstand, dass Heidenhain sein Radiensystem in den ruhenden Stadien der Leucocyten zu beobachten vermochte, während, wie Boveri betont hat[2]), für gewöhnlich Strahlensonnen nur bei den Theilungsstadien zu finden sind.

Die Vorgänge bei der Sporenbildung berechtigen uns zu dem Schluss, dass das Kinoplasma, welches in der Polstrahlung der letzten Theilungsfigur vorhanden war, zusammen mit neu gebildetem Material derselben Art durch Umgestaltung der Strahlensonne in ein Häutchen für die neue Zelle verwendet wird. Dieses Häutchen ist mit dem Cytoplasma der Spore innig verbunden und fungirt dann zugleich als Hautschicht für die junge Zelle. Ob die so gebildete Grenzschicht ihre kinoplasmatische Natur später verliert und in das Cytoplasma übergeht, lässt sich nicht direct erweisen. Es macht in vielen Fällen den Eindruck, als ob das Kinoplasma, mit Ausnahme des Centralkörperchens, nur zur Zeit der Theilung, oder etwa um die Aufgabe der Zellplattenbildung oder Cilienbildung zu vollziehen, zum Vorschein käme, um dann in das Cytoplasma und vielleicht in das Kernkörperchen überzugehen.

Obwohl Boveri[3]) behauptet, dass das Archoplasma ein dauernder Bestandtheil des Ascariseies ist, giebt er doch zu, dass die Verhältnisse in den meisten Fällen, mit Ausnahme von *Noctiluca*,

---

1) M. Heidenhain, Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. XLIII, p. 503.

2) Th. Boveri, Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigel-Eies, p. 42. 1895.

3) l. c., p. 40.

wo sie Ishikawa[1]) beschrieben hat, wesentlich andere sind, als im Ei und in den Furchungszellen von Ascaris. Er sagt ferner: „Näher vielleicht liegt die Vorstellung, dass die Radien ganz neue Organisationen sind, die aus dem Substanzgemenge des Protoplasma gleichsam auskrystallisiren." Strasburger[2]) hält die Entstehung des Kinoplasmas im Innern des Kerns für wahrscheinlich. Flemming[3]) lässt die Spindel ihrer Hauptmasse nach aus Kernbestandtheilen entstehen, betont aber, dass diese, als Lininfasern, bereits geformte, dauernde Elemente des Kerns bilden. Neuerdings hat Haecker[4]) die Vorstellung weiter zu begründen versucht, dass die Centrosomen, physiologisch betrachtet, eine Art Stoffwechselcentren sind, deren Thätigkeit zur Zeit der Spindelbildung ihr Maximum erreicht. Letztere Ansicht lässt sich mit den Verhältnissen bei *Erysiphe* ziemlich gut in Einklang bringen, doch bin ich eher geneigt, das Centrum für die Bildung des Kinoplasmas in dem Kern selbst zu suchen.

Strasburger[5]) hatte bereits die Frage angeregt, ob nicht Kinoplasma und Hautplasma dieselbe Substanz seien. Eine folgerichtige Beantwortung dieser Frage stiess damals aber noch auf Schwierigkeiten. Thatsächlich ist es nicht möglich, das Hautplasma von dem Körnerplasma in den Bildern scharf zu trennen; es scheint vielmehr nur einen körnerfreien Theil jener hyalinen Substanz darzustellen, die auch die Grundmasse des Körnerplasmas bildet. Pfeffer[6]) hält nach den osmotischen Eigenschaften des Protoplasmas die Plasmamembran für ein besonders differenzirtes Organ. Er bezweifelt aber, ob dieses der ganzen hyalinen Umkleidung des Protoplasmakörpers entspricht und ob in morphologischer Hinsicht die Unterscheidung überhaupt geboten sei. Auch Noll[7]) hält die Hautschicht nicht für eine specifische Substanz. Er beschreibt sie als eine dichtere, körnerfreie Schicht des Protoplasmas, welche

---

1) Ueber die Kerntheilung bei *Noctiluca miliaris*. Ber. d. Naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. Br., VIII. 1894.

2) Karyokinetische Probleme. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXVIII, p. 195.

3) Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. XXXVII, p. 727—729.

4) Ueber den heutigen Stand der Centrosomenfrage. Verh. d. Deutsch. Zool. Gesellsch., 1894, p. 11.

5) Histol. Beiträge, V, p. 101—102.

6) Osmotische Untersuchungen, Studien zur Zellmechanik, p. 121—124.

7) Die Wirkungsweise von Schwerkraft und Licht auf die Gestaltung der Pflanze. Naturwiss. Rundschau, Bd. III, p. 57.

ausserdem als das reine, durch keine grössere Beimengungen: Nährstoffe und Ausscheidungsproducte, verunreinigte Protoplasma der Pflanzenzelle aufgefasst werden muss.

Morphologisch betrachtet, könnte Aehnliches vielleicht, soweit wie unsere gegenwärtigen Kenntnisse reichen, auch für die Beschreibung des Kinoplasmas gelten. Es tritt uns kaum etwas in der Theilungsfigur entgegen, was irgend einer Ausführung in der obigen Beschreibung widerspräche. In den Mundstellen und Cilien der Schwärmsporen und in den Vorderstücken und Cilien der Spermatozoiden scheinen Kinoplasma und Hautschicht sicher ineinander überzugehen.

Vom physiologischen Standpunkt aus sind zahlreiche Beweise erbracht, welche zeigen, dass der Hautschicht ganz specifische und für das Leben des organischen Wesens höchst wichtige Functionen zukommen. Aus der Untersuchung von Wundverschlüssen bei *Vaucheria* hat Strasburger[1]) geschlossen, dass das centrale Körperplasma ganz unfähig ist, eine neue Cellulosemembran zu bilden, und daraus gefolgert, dass die Bildung der Membran eine specifische Function der Hautschicht ist. O. Hertwig[2]) beschreibt ein sehr interessantes Experiment, welches zeigt, dass bei thierischen Zellen die Hautschicht ein besonders differenzirtes Organ ist, das unter Umständen nicht wieder vom Körnerplasma gebildet werden kann. Er findet, dass reife Froscheier, deren Hautschicht mit einer Glasnadel angestochen wurde, nach der Befruchtung hervorgequollene Dottersubstanz aufweisen, und schliesst daraus, dass durch den Stich mithin in der Hautschicht der Zelle eine Wunde entstanden sein muss, welche bis zur Befruchtung noch nicht hatte ausheilen können und erst in Folge der durch die Befruchtung veranlassten Contraction Dotter ausfliessen liess.

Aus seinen Untersuchungen an den Siphoneen hat Noll eine Reihe wichtiger Schlüsse bezüglich der Functionen der Hautschicht gezogen. Aus der Beweglichkeit der übrigen Zellenbestandtheile folgert er, dass die Reizbarkeit der Zelle allein auf die Hautschicht zu beziehen ist, da nur eine unbewegliche Substanz eine gleichartige Beeinflussung durch äussere Reize und eine entsprechende Reaction auf dieselbe ermöglicht. Derselbe Schluss gilt „auch für die Gestaltungsvorgänge, die ja streng genommen wiederum nur ein Aus-

1) Studien über Protoplasma, p. 26. 1876.

2) Die Zelle und die Gewebe, p. 14.

druck der specifischen Reizbarkeit sind". Bei den Amöben und Plasmodien der Myxomyceten werden die Bewegungen von der Hautschicht eingeleitet und activ ausgeführt, während das Körnerplasma passiv nachströmt. Diese Resultate, welche Beobachtungen an Siphoneen ergaben, sind sicher von grosser Tragweite für die Auffassung der reizbaren Structuren und ihrer Functionen in der Zelle. Es heisst bei Noll[1]) weiter: „Mit viel Wahrscheinlichkeit schreibt man ja der Zellkernsubstanz, speciell dem Nuclein, die Eigenschaft zu, Träger der sogenannten Vererbung zu sein. Wenn dem wirklich so ist, dann ist aber sein Einfluss auf die Gestalt nur so möglich, dass der Zellkern eine ganz besonders beschaffene Hautschicht im Zellleben bedingt, und in deren Stimmungen und Reizauslösungen dasjenige zum Ausdruck bringt, was man die ererbten Eigenthümlichkeiten nennt". Noll erkennt also in dem Kern den Träger der ererbten Eigenschaften und stellt sich die Hautschicht in ihren Reactionen auf äussere Reize, als von dem Kern abhängig vor, d. h. die Fähigkeit auf äussere Reize zu reagiren, liegt in der Hautschicht, deren ausschlaggebende Beschaffenheit aber wird von dem Kern bedingt.

In dem Kinoplasma erblickt Strasburger[2]) das Agens, durch dessen Vermittlung der Kern auf die Thätigkeiten der Hautschicht einwirkt. Er sagt, dass gerade so, wie bei der Kerntheilung, die Reizanstösse, die von den Centren ausgehen, vom Kinoplasma fortgeleitet werden und die Theilungsebene der Zelle bestimmen, es sich auch denken lasse, dass vom ruhenden Kern Reizanstösse doppelter Art durch das Kinoplasma fortgeleitet werden, „formativer Art, um die specifische Gestaltung des betreffenden Organismus zu bestimmen, und nutritiver, um die Functionen des Körnerplasmas anzuregen, beziehungsweise zu beeinflussen. Die nutritiven Anstösse würden sich im Körnerplasma erschöpfen, die formativen bis zur äusseren Hautschicht reichen müssen."

Eine auffallende Verkörperung von Strasburger's Begriff, des ruhenden Kerns als Centrum, von welchem die Gestaltungskräfte durch das Kinoplasma fortgeleitet werden, begegnen wir bei der Sporenbildung im Ascus. Freilich bestehen diese Verhältnisse nur zur Zeit der Sporenabgrenzung, während die kino-

1) l. c., p. 59.
2) Histol. Beiträge V, p. 98 f.

plasmatischen Verbindungen zwischen dem Kern und der so neugebildeten Hautschicht sehr bald verschwinden. Nach Strasburger schwinden die Verbindungsfasern nach Bildung der Zellplatte; die in der Ascusspore eingeschlossenen Radien der Polstrahlung scheinen, soweit meine Beobachtungen reichen, demselben Schicksal zu verfallen. Es ist kaum denkbar, dass diese Fasern sich in eine besondere, dauernde Verbindung zwischen Kern und Hautschicht umwandeln, und wenn eine solche Verbindung überhaupt existiren sollte, so wäre sie doch sicher viel weniger ausgeprägt wie zur Zeit der Sporenabgrenzung. Es steht fest, dass die Bewegungen der Kerne und des Cytoplasmas bei den Algen und Pilzen mit mehrkernigen Zellen eine solche kinoplasmatische Verbindung zwischen Kern und Hautschicht, wie etwa durch Vermittlung des Heidenhain'schen Radiensystems, unbedingt ausschliessen.

Es fragt sich weiter, ob die Uebertragung der erblichen Eigenschaften der Zelle vom Kern auf die Hautschicht, soweit sie sich auf Reizbarkeit und Gestaltungskraft beziehen, nicht zugleich stattfindet. Es ist z. B. bei *Erysiphe* denkbar, dass bei der Sporenabgrenzung, bei welcher der Kern in sehr bestimmter Weise betheiligt war, eine Hautschicht entstand, die von da ab die Reizreactionen und die Gestaltungsvorgänge während des ganzen Lebens des Individuums allein bestimmt, wodurch eine Art Arbeitstheilung zwischen Kern und Hautschicht zur Geltung kommt. Ich betone, für das ganze Leben des Individuums, weil ich früher bei der Beschreibung der Conidienbildung gezeigt zu haben glaube[1]), dass die vegetativen Theilungen dieses Pilzes ganz ohne Betheiligung der Kerne verlaufen, so wie dies auch für manche andere Pilze und Algen beschrieben worden ist. Die Zellen erfahren bei der Theilung eine Einschnürung der Hautschicht, so dass jeder Tochterzelle eine Hälfte der ursprünglichen Hautschicht der Mutterzelle zufällt.

Gegen die Annahme einer fortwährenden Wechselwirkung zwischen Kern und Hautschicht bei den Gestaltungsvorgängen lassen sich vielleicht die Einwände Noll's geltend machen, wie er sie gegen die Betheiligung des Körnerplasmas und der Kerne überhaupt an den Gestaltungsprocessen bei den Siphoneen erhoben hat. Zum Beispiel bei *Caulerpa* hebt Noll hervor: Es kann das aus einem Organ in das andere wandernde Körnerplasma nicht auf die Gestalt bestimmend einwirken, weil eben dieses Körner-

1) Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXIX.

plasma keinen dauernden Bestandtheil in den verschieden zu bildenden Pflanzentheilen ausmacht.

An den vegetativen Zelltheilungen der höheren Pflanzen ist das Kinoplasma immer betheiligt und zwar in der Form der Verbindungsfasern. Nur ein Theil der entstehenden Tochterzelle wird von Neuem abgegrenzt, während für ihre übrigen Theile die Grenzen der Mutterzelle fortbestehen. Bei den niederen Pflanzen, wie Algen und Pilzen, wird die vegetative Zelltheilung in sehr vielen Fällen durch Einschnürung von der Hautschicht ausgeführt. Für Schwärmer, Ascosporen, Spermatozoiden und Eier wird immer eine vollständig neue Hautschicht angelegt, bei den Ascosporen jedenfalls sicher unter Betheiligung des Kinoplasmas. Hieraus ist leicht einzusehen, dass die Functionen des Kinoplasmas und der Hautschicht sehr ineinander eingreifen.

Die directe Einwirkung von äusseren Reizen auf die Gestalt der sich frei im Ascusplasma bildenden Spore darf als äusserst gering angesehen werden, doch sind die Sporenformen für die verschiedenen Arten ganz bestimmt. Die häufig ellipsoidische oder kugelige Form der Ascosporen kann vielleicht als ein sehr einfacher directer Ausdruck der Gestaltungskräfte der lebendigen Substanz gelten.

Es scheint, dass bei der Abgrenzung einer Tochterzelle das Kinoplasma theilweise oder vollständig bestimmend auf die Gestalt derselben einwirkt; für ihr späteres Wachsthum und folglich auch für die endgültige Gestalt der Gewebezellen wird die Hautschicht die gestaltbestimmenden Auslösungen veranlassen, und es liegt die Annahme nahe, dass auch in ausgebildeten Zellen, wie bei den Ascosporen, die Hautschicht kinoplasmatischer Natur sein muss.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1—30 beziehen sich auf *Erysiphe communis*; Fig. 31—33 auf *Peziza Stevensoniana*. Sie sind mit Hilfe der Abbe'schen Camera lucida unter Anwendung des Zeiss'schen Apochromat 2 mm Brennweite, Apert. 1,4 mit Compens.-Ocular No. 12 ausgeführt. Fig. 8 ist kleiner gezeichnet.

Tafel XI.

Fig. 1. *Erysiphe communis*. Ruhender Kern der zweiten Generation mit scheibenförmigen Centralkörperchen.

Fig. 2. Prophase zur dritten Theilung. Polstrahlung bereits vorhanden.

Fig. 3. Etwas älteres Stadium von Fig. 2.

Fig. 4. Spindelbildung. Stark entwickelte intranucleare Spindelkegel.

Fig. 5. Längsschnitt durch einen ganzen Ascus mit drei Kernen der zweiten Generation.

Fig. 6 und 7. Nächstfolgende Stadien. Polstrahlung mit sehr kurzen, dicken Fasern.

Fig. 8. Aequatorialplatte der zweiten Generation.

Fig. 9. Aequatorialplatte der ersten Generation. Auseinanderspreitzen der Polstrahlen gegen die Ascuswand.

Fig. 10. Aequatorialplatte der zweiten Generation. Kern fest an der Ascuswand angeschmiegt.

Fig. 11. Längsschnitt durch einen ganzen Ascus. Kerne der ersten Generation.

Fig. 12. Junge Tochterkerne der ersten Generation. Alte Spindelfaser im Verschwinden begriffen.

Fig. 13. Junge Tochterkerne der dritten Generation.

Fig. 14. Bildung der Kernwand. Tochterkerne der dritten Generation.

Fig. 15. Weiter entwickelte Tochterkerne der dritten Generation. Polstrahlung noch erhalten.

Fig. 16. Entsprechendes Stadium des Tochterkerns der zweiten Generation. Polstrahlung im Verschwinden begriffen.

Fig. 17. Fertiger Tochterkern der dritten Generation.

Fig. 18. Anfang der Sporenbildung, Entwickelung des Schnabelfortsatzes.

Fig. 19. Schirmartiges Stadium während der Umgestaltung der Polstrahlung in die Sporengrenzschicht.

Tafel XII.

Fig. 20. Dasselbe Stadium in der Nähe der Ascuswand.

Fig. 21. Weiteres Stadium während der Sporenabgrenzung. Grenzschicht in der Nähe der Centrosphäre von der Ascuswand zurückgezogen.

Fig. 22. Dasselbe Stadium wie in der vorhergehenden Figur. Grenzschichten von zwei Sporen auf einer Seite miteinander verwachsen.

Fig. 23. Ellipsoidische Spore mit einseitig verschobenem Kern. Chromatin von der Kernwand zurückgezogen.

Fig. 24. Grenzschicht fast vollkommen ausgebildet.

Fig. 25. Sporengrenzschicht fertig. Schnabel und Strahlen noch vorhanden.

Fig. 26. Typisch ellipsoidische Spore mit fertiger Grenzschicht.

Fig. 27. Kernschnabel zurückgezogen. Centralkörperchen sattelförmig. Chromatin von der Kernwand zurückgezogen.

Fig. 28. Schnitt durch das Ende eines Ascus mit einer Spore und daneben mit einem nicht sporenbildenden Kern.

Fig. 29. Spore plasmolysirt. Kern mit zusammengezogenem, stark ausgewaschenem Chromatin und roth gefärbten Centralkörperchen und Nucleolus.

Fig. 30. Fast reife Spore mit ausgebildeter Sporenwand. Chromatin noch auf der Kernwand, dem Centralkörperchen gegenüber, deutlich befestigt.

Fig. 31. *Peziza Stevensoniana.* Zwei junge Tochterkerne der dritten Generation mit ausgebildeten Schnäbeln und Polstrahlen. Kernwand noch nicht gebildet. Das Kernkörperchen des Mutterkerns liegt noch zwischen den Tochterkernen.

Fig. 32. Umgestaltung der Polstrahlung, um die Sporengrenzschicht zu bilden.

Fig. 33. Junge Spore. Schnabel zurückgezogen, punktförmiges Centralkörperchen auf der Kernwand.



Ueber Kerntheilung und Befruchtung bei *Basidiobolus ranarum* Eidam.

Von

D. G. Fairchild.

Mit Tafel XIII u. XIV.

Basidiobolus, eine Entomophthoraceae, ist zuerst von Eidam[1]) gefunden und eingehend beschrieben worden und hat seitdem wegen seiner vielen abweichenden Eigenschaften die Aufmerksamkeit der Mykologen oft auf sich gelenkt.

In den folgenden Zeilen setze ich die Kenntniss der ausgezeichneten Arbeit von Eidam voraus, und ich muss für die sämmtlichen Habitusbilder auf seine vortrefflichen Tafeln verweisen.

Obwohl der Pilz den niederen sogenannten Algenpilzen zuzugehören scheint, hat Eidam gefunden, dass derselbe ein septirtes Mycel aus zahlreichen Zellen besitzt, von welchen jede einen einzigen grossen Zellkern enthält. Aus jeder Zelle kann sich unter günstigen Bedingungen nur ein Conidienträger entwickeln; in diesen Träger wandert, wie Eidam nachgewiesen hat, der Kern der Hyphenzelle hinein, um mit der Ausbildung der Conidie in dieselbe zu gelangen.

Er hat weiter die Entwickelung der Zygospore verfolgt und gefunden, dass sie Eigenthümlichkeiten aufzuweisen hat, für die sich keine Analogie unter anderen Entomophthoraceen-Gattungen finden lässt. Zwei benachbarte Zellen des Mycels treiben in der Nähe der sie trennenden Scheidewand je eine Ausstülpung hervor, in deren jede aus der Mycelzelle der Kern hineinwandert. Hierauf

---

1) E. Eidam, *Basidiobolus*, eine neue Gattung der Entomophthoraceen. Cohn's Beitr. z. Biologie d. Pflanzen, Bd. IV, p. 181—251, Taf. IX—XII. 1887.

machen die Kerne eine indirecte Theilung durch, und es tritt eine Scheidewand auf, die eine besondere Zelle an der Spitze jeder Ausstülpung abtrennt. In jeder dieser Zellen hat Eidam die Reste eines desorganisirten Zellkerns gefunden.

Das Schicksal der anderen Kerne, die aus der Theilung entstehen, hat der Verfasser wegen der technischen Schwierigkeiten, die sich ihm entgegenstellten, nicht weiter verfolgen können, nur glaubte er einige Mal stark gefärbte Körper, die den Kernen zu entsprechen schienen, zu erblicken, die an der Basis der Schnäbel da, wo sich zwischen den Gameten ein Loch gebildet hatte, auftraten. Diese Thatsachen sprachen entschieden für einen Befruchtungsact zwischen den Gameten, da er aber in den Conidienträgern, die von den Zygosporen stammten, zwei Kerne nebeneinander gesehen hatte, liess er diese Frage unentschieden. Dagegen fand Chmielevsky[1]), der nach Eidam den Pilz mit Rücksicht auf die Kerne untersuchte, dass in der That die Kerne der Zygosporen, wenn die letzteren unter gewissen Bedingungen gehalten wurden, miteinander copulirten. Er glaubte daher mit ziemlicher Sicherheit schliessen zu können, dass hier ein wirklicher Befruchtungsact vorläge, obwohl seinen Zeichnungen nach seine Präparate nicht völlig überzeugend gewesen zu sein schienen. Aber dennoch sind seine Annahmen ziemlich allgemein acceptirt worden.

Ueber die Kerntheilung hat besonders Eidam Mittheilung gemacht, aber die Bilder, die er erhielt, weichen sehr wesentlich von denen ab, die sonst im Pflanzenreich gefunden worden sind.

Ich nahm nun die Untersuchung wieder auf, in der Hoffnung, mit Hilfe der neueren Mikrotechnik die Einzelheiten dieses interessanten Copulationsvorgangs und besonders auch die der Kerntheilung, welche unmittelbar vor dem Copulationsact stattfindet, genauer verfolgen zu können.

Um mich aber erst zu orientiren, machte ich eine Reihe von Objectträgerkulturen, in derselben Weise, wie Eidam sie gemacht hat, nur dass ich keine Nährlösung auf die Objectträger brachte. Ich fand nun, dass die Conidien, die ich von Froschmist auf reine Objectträger aufschleudern liess, wenn sie unter einer Glasglocke

---

1) Dr. F. Chmielevsky, Materiaux pour servir à la morphologie et physiologie des procés sexuels chez les plantes inferieures. (Russische Sprache.) Separat aus Trudy O. J. Pr. J. Khar. Univ., Tom. XXV. 1890. — Zur Frage über die Copulation der Zellkerne beim Geschlechtsprocesse der Pilze. 1888. (Russische Sprache.)

in feuchter Luft gehalten wurden, nicht nur eine reichliche Menge Secundär- und Tertiär-Conidien, sondern auch Hunderte von Zygosporen bildeten [1]). Weil die Conidien, wenn sie von den Conidienträgern fortgeschleudert werden, auf dem Glase festkleben, war es nicht schwierig, ganze Kulturen derselben zu gewinnen, sie mit Fixirungsflüssigkeiten zu behandeln, mit Alkohol zu entwässern, zu färben und in Canadabalsam zu bringen. Wenn es mir nun freilich auch gelang, alle Stadien, die Eidam beobachtet hatte, zu erhalten, so konnte ich über das Schicksal der Kerne nach der Theilung in den Schnäbeln doch nichts Näheres ohne Anwendung anderer Untersuchungsmethoden erfahren. Ich entschloss mich daher, Mikrotomschnitte des Pilzes anzufertigen.

Um den Pilz in genügenden Quantitäten zur Hand zu haben und in solcher Form, dass er sich gut schneiden liesse, säete ich die Conidien auf ungesäuertes Schwarzbrod aus, das mit Pferdemist-Decoct durchtränkt war. Innerhalb vier Tagen entwickelten solche Kulturen sehr reichlich Zygosporen, die sich in allen Stadien der Entwickelung befanden, so dass ich nur Stückchen des Brods zu fixiren und einzubetten brauchte, um tausende von Sporen für meine Untersuchungen zur Verfügung zu haben.

Alle neueren Fixirungsflüssigkeiten habe ich erprobt, für Conidien und junge Zygosporen bewährte sich hierbei das Hermann'sche Gemisch am besten, doch gab die Merkel'sche und eine sehr verdünnte Flemming'sche Lösung (bis zur halben Stärke des schwächeren Gemischs, wie es von Zimmermann angegeben wurde) ganz gute Resultate. Für die reifen Zygosporen dagegen reichten diese Methoden nicht aus, die Lösungen drangen durch das dicke Endosporium nicht ein, und nur nach vieler Mühe bekam ich gut fixirtes Material, nachdem es in einem Sublimatessigsäure-Gemisch [2])

---

1) Die Ansicht Eidam's, dass sich bei der Entstehung dieser Fruchtformen keine bestimmte Reihenfolge wahrnehmen lässt, kann ich nur bestätigen. Ich führe in Fig. 20, Taf. XIV ein interessantes Beispiel an, wo der Keimschlauch einer Conidie, nachdem er den unverkennbaren Hals des Conidienträgers, das sogenannte Basidium, angelegt hatte, seinen Plan änderte und durch zweimalige Theilung des Kerns eine Zygospore bildete. Aeussere Bedingungen sind es wahrscheinlich, welche die eine oder die andere Form hervorbringen, gerade wie Klebs (Vortrag in der Naturforscher-Versammlung in Lübeck, 1895) es neulich für *Vaucheria* gezeigt hat.

2) E. B. Wilson, An Atlas of the Fertilization and Karyokinesis of the Ovum. New-York, Mac Millan & Co. Sublimatgesättigte wässerige Lösung 80 Theile, Eisessig 20 Theile.

in feuchter Luft gehalten wurden, nicht nur eine reichliche Menge Secundär- und Tertiär-Conidien, sondern auch Hunderte von Zygosporen bildeten[1]). Weil die Conidien, wenn sie von den Conidienträgern fortgeschleudert werden, auf dem Glase festkleben, war es nicht schwierig, ganze Kulturen derselben zu gewinnen, sie mit Fixirungsflüssigkeiten zu behandeln, mit Alkohol zu entwässern, zu färben und in Canadabalsam zu bringen. Wenn es mir nun freilich auch gelang, alle Stadien, die Eidam beobachtet hatte, zu erhalten, so konnte ich über das Schicksal der Kerne nach der Theilung in den Schnäbeln doch nichts Näheres ohne Anwendung anderer Untersuchungsmethoden erfahren. Ich entschloss mich daher, Mikrotomschnitte des Pilzes anzufertigen.

Um den Pilz in genügenden Quantitäten zur Hand zu haben und in solcher Form, dass er sich gut schneiden liesse, säete ich die Conidien auf ungesäuertes Schwarzbrod aus, das mit Pferdemist-Decoct durchtränkt war. Innerhalb vier Tagen entwickelten solche Kulturen sehr reichlich Zygosporen, die sich in allen Stadien der Entwickelung befanden, so dass ich nur Stückchen des Brods zu fixiren und einzubetten brauchte, um tausende von Sporen für meine Untersuchungen zur Verfügung zu haben.

Alle neueren Fixirungsflüssigkeiten habe ich erprobt, für Conidien und junge Zygosporen bewährte sich hierbei das Hermann'sche Gemisch am besten, doch gab die Merkel'sche und eine sehr verdünnte Flemming'sche Lösung (bis zur halben Stärke des schwächeren Gemischs, wie es von Zimmermann angegeben wurde) ganz gute Resultate. Für die reifen Zygosporen dagegen reichten diese Methoden nicht aus, die Lösungen drangen durch das dicke Endosporium nicht ein, und nur nach vieler Mühe bekam ich gut fixirtes Material, nachdem es in einem Sublimatessigsäure-Gemisch[2])

---

1) Die Ansicht Eidam's, dass sich bei der Entstehung dieser Fruchtformen keine bestimmte Reihenfolge wahrnehmen lässt, kann ich nur bestätigen. Ich führe in Fig. 20, Taf. XIV ein interessantes Beispiel an, wo der Keimschlauch einer Conidie, nachdem er den unverkennbaren Hals des Conidienträgers, das sogenannte Basidium, angelegt hatte, seinen Plan änderte und durch zweimalige Theilung des Kerns eine Zygospore bildete. Aeussere Bedingungen sind es wahrscheinlich, welche die eine oder die andere Form hervorbringen, gerade wie Klebs (Vortrag in der Naturforscher-Versammlung in Lübeck, 1895) es neulich für *Vaucheria* gezeigt hat.

2) E. B. Wilson, An Atlas of the Fertilization and Karyokinesis of the Ovum. New-York, Mac Millan & Co. Sublimatgesättigte wässerige Lösung 80 Theile, Eisessig 20 Theile.

eine Minute lang gekocht war und danach 24 Stunden in derselben zugebracht hatte.

Als Färbungsgemisch gebrauchte ich hauptsächlich Flemming's dreifache Methode[1]).

Wie Eidam schon hervorgehoben hat, enthält jede Zelle des Mycels einen einzigen Kern mit auffallend grossem Kernkörperchen. In dieser Hinsicht verhält sich das Mycelium von *Basidiobolus* verschieden von dem der anderen Entomophthoreen-Gattungen, welche nach den Angaben von Brefeld[2]), Vuillemin[3]) und Maupas[4]), wie auch nach eigenen Beobachtungen an *Empusa*-Arten, vielkernige Schläuche besitzen. Eine Untersuchung der Theilungsvorgänge bei den Entomophthoreen wird wahrscheinlich noch andere Verschiedenheiten zeigen.

Der vegetative Kern ist durch ein auffallend grosses ovales, oft vacuolirtes Kernkörperchen ausgezeichnet. Dieses Kernkörperchen nimmt mit ausserordentlicher Regelmässigkeit genau das Centrum der Kerne ein, so dass hierdurch ein heller Hof gebildet wird, dessen Centrum der Kernkörper darstellt. Das Chromatingerüst, welches dieses Kernkörperchen umgiebt, erscheint als ein Netz mit geschlossenen Maschen, öfters aber auch in Form weniger langer, gewundener Fädchen, die mit Chromatinscheiben besetzt sind.

Während nun die Bildung des Conidienträgers vor sich geht, wandert der Kern in denselben und dann durch diesen — wie Eidam richtig beschrieben hat — ohne sich zu theilen, in die neu gebildete Conidie über. Nach der Abschleuderung der Conidie ist darum der Conidienträger kernlos und auch von Plasmamassen nur wenig mehr in ihm vorhanden.

---

1) Mikrotomschnitte, 5 μ dick, die 24 Stunden in Safranin verweilten, wurden mit schwach saurem Alkohol und absolutem Alkohol ausgewaschen, bis die Nucleolen sehr scharf hervortraten, dann 15—30 Secunden in $^1/_2$-gesättigter wässeriger Lösung von Gentianaviolett gebracht, mit Wasser flüchtig abgespült, mit gesättigter wässeriger Lösung von Orange G 1—3 Minuten behandelt, mit absolutem Alkohol ausgewaschen, mit Nelkenöl aufgehellt und schliesslich in Balsam übertragen.

2) Brefeld, *Conidiobolus*, in Untersuchungen a. d. Gesammtgebiet d. Mykologie, VI. Hft., p. 40 f. 1884.

3) P. Vuillemin, *Empusa*, Études biologiques sur les champignons. Bull. d. soc. d. sciences de Nancy, sér. II, VIII, fascic. XIX, 1886, p. 33—158, Taf. I—VI.

4) E. Maupas, Sur quelques protorganismes animaux et végétaux multinucléés. Comptes rendus d. Séances de l'academie d. Sciences, T. LXXXIX, 1879, p. 250.

Die Zygospore stammt aus der Vereinigung zweier benachbarter Zellen des Mycels; Verhältnisse also, die an die Zygosporenbildung bei einigen Mesocarpaceen erinnern. Besonders mag auf *Mougeotia,* die kürzlich von Möbius[1]) beschrieben worden ist, hingewiesen werden, worin die Gameten, obwohl sie nebeneinander in dem Filament stehen, nicht Schwesterzellen entsprechen, sondern als kleinere Zellen von den beiden grossen Schwesterzellen abgetrennt werden und darum als Cousinen bezeichnet werden mögen. Insofern die Zahl der Zelltheilungen, die der Copulation voraufgehen, in Betracht kommt, sind die Vorgänge bei *Mougeotia* denen in *Basidiobolus* ähnlich, nur das Vorhandensein von besonderen Schnäbeln als Behältern für die abgeworfenen Kerne bildet einen bedeutenden Unterschied.

Ehe wir aber ein Urtheil über diese Verhältnisse uns bilden können, müssen wir das Verhalten der Kerne in den Mesocarpaceen des Näheren studiren, was bis jetzt noch nicht mit genügender Klarheit geschehen ist.

Nachdem die Kerne in den Schnäbeln angelangt sind, bildet sich, noch ehe sie in die Prophase der Theilung eintreten und bevor der weibliche Gamet an Grösse bedeutend zugenommen hat, das Loch in der Scheidewand.

Die Kerntheilung in diesen Schnäbeln ist schon von Eidam beschrieben worden, aber er erhielt in Folge der von ihm angewandten Methode nur sehr mangelhafte Bilder, in welchen die verschiedenen Stadien nicht leicht zu erkennen waren. Ich will der Einfachheit wegen darauf verzichten, auf die Einzelheiten seiner Schilderungen näher einzugehen und beschränke mich auf die Schilderung der Vorgänge, wie ich sie gesehen habe.

Die ruhenden Kerne in den Schnäbeln ähneln vollständig den Kernen, die sich in den Hyphenzellen vorfinden (Fig. 1 u. 2, Taf. XIII). Während der Prophase der Theilung schwindet das Kernkörperchen, und die einzelnen Chromosomen sammeln sich in der Mitte des Kernes so an, dass sie mit einigen Lininfasern an der Kernwand aufgehängt erscheinen. Das Verschwinden des Kernkörperchens während dieses Stadiums spricht entschieden für Strasburger's[2])

---

1) In Hedwigia, 1895. Referat im Biolog. Centralblatt, Bd. XVI, No. 4, 15. Febr. 1896, p. 133. — Siehe ferner: De Bary, Untersuchungen über die Familie der Conjugaten, p. 6. Leipzig 1858.

2) Strasburger, Karyokinetische Probleme. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXVIII, Heft 2.

Annahme, dass es zur Bildung der Spindelfasern benutzt werde und nicht an dem Aufbau der Chromosomen theilnehme, die in ihrem Volumen das schon im ruhenden Kern vorhandene Chromatin nicht wesentlich übertreffen.

Die Chromosomen sind zu zahlreich — mindestens zwanzig —, als dass ihre Zahl sicher bestimmt werden könnte (Fig. 3, Taf. XIII).

Nach der geringeren Zahl der Fälle, in denen ich diese Stadien bei meinen Untersuchungen fand, muss ich schliessen, dass sie sehr schnell durchlaufen werden. Von einer Längsspaltung des Chromatinfadens während der Prophase, wie sie sonst so oft beschrieben worden ist, habe ich nichts sehen können.

Die Kernmembran scheint während dieses Stadiums etwas verdickt zu sein (Fig. 3, Taf. XIII), aber ich habe keine Ansammlung von Protoplamamassen an den Polen beobachten können, wie Strasburger für *Spirogyra*[1]) angiebt, obwohl in manchen Hinsichten die Theilungsvorgänge einander ähnlich sind — wie z. B. in dem nächstfolgenden Stadium — der Metaphase; in derselben bilden die Chromosomen eine ausgebreitete Aequatorialplatte in einer kurzen tonnenförmigen fast cylindrischen Spindel.

Ob diese Spindel ausschliesslich vom Cytoplasma oder diesem und dem Kern stammt, konnte ich nicht ermitteln; bemerkenswerth ist es aber, dass man es zunächst mit einem auffallend grossen Nucleolus und dann mit einer ausserordentlich stark entwickelten achromatischen Spindel zu thun hat.

Bei eingehender Untersuchung scheint diese Spindel aus Faserbündeln aufgebaut zu sein, die nicht immer gerade laufen, sondern nach den Polen in Büscheln convergiren, welche den Anschein einer Vielpoligkeit der Spindel erwecken. Jedes dieser Büschel endigt in einem bestimmten, sich stärker färbenden Körper; ob wir es hier aber mit Centrosomen zu thun haben, vermag ich nicht zu entscheiden. Vielpolige Spindeln sind von mehreren Forschern[2]) beobachtet worden, aber sie lassen sich schwer mit den bei *Basidiobolus* vorkommenden vergleichen. Wo eine grössere Zahl Pole von Anderen beschrieben worden ist, sind dieselben nicht gleich weit von der

1) Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche, Taf. I, Fig. 9—10. Jena 1888.

2) Strasburger, Kern- und Zelltheilung, p. 114, Taf. III, Fig. 34. 1888. — Karyokinetische Probleme. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXVIII, Heft 1, Taf. II, Fig. 20. — Farmer, On Spore-Formation and Nuclear-Division in the Hepaticae. Annals of Botany, Vol. IX, No. XXXV, Taf. XVI, Fig. 19; Taf. XVII, Fig. 42. Sept. 1895.

Aequatorialplatte entfernt und bilden nicht wie bei *Basidiobolus* eine so ausgebreitete Platte. In den Theilungen des vegetativen Kerns habe ich besonders deutlich diese Polplatten gesehen, die an die Strasburger'schen Bilder von *Spirogyra* lebhaft erinnern (Fig. 17, Taf. XIV). Bemerkenswerth ist es auch, dass in *Basidiobolus* die Spindelenden scharf abgeschnitten, ja manchmal concav erscheinen.

Während bei *Ascobolus*, wie es vor kurzem von Harper[1]) eingehend beschrieben wurde, die Kernwandung während der Theilung erhalten bleibt, scheint sie bei *Basidiobolus* gerade wie bei den Phanerogamen aufgelöst zu werden.

Obwohl ich wegen der Kleinheit und grossen Zahl der Chromosomen die Spaltung derselben in der Aequatorialplatte nicht sehen konnte, fand ich, dass während der Metaphase die Spindelfasern, die zwischen den beiden auseinander weichenden Reihen von Chromosomen lagen, weniger zahlreich waren wie zwischen den Chromosomen und den Polen, was schon Guignard[2]) und Strasburger[3]) für *Lilium* und *Larix* beobachtet haben.

Die Tochterkernanlagen erscheinen zuerst als dichte ziemlich regelmässige Scheibchen, die nachher durch eine weitere Contraction nierenförmig werden, schliesslieh aber schwellen sie stark an und zeigen ein Kernkörperchen und ein dichtes Chromatingerüst (Fig. 10, Taf. XIII).

Die stark entwickelte Spindel, die zwischen den Tochterkernen ausgespannt ist, wird im Gegensatz zu derjenigen, die Harper[4]) in dem Ascus beschrieben hat, nicht bei dem Auseinanderweichen der Tochterkerne zu einem dünnen Faden ausgezogen, sondern breitet sich im Aequator aus, bis sie die Seitenwände des Schnabels berührt (Fig. 7, 8, Taf. XIII). In diesem Stadium findet man eine mehr oder weniger regelmässige doppelte Reihe von stark sich färbenden Pünktchen (Fig. 9, Taf. XIII), die den Aequator durchziehen und mit den Spindelfasern in Verbindung stehen. An dieser Stelle zwischen den beiden Reihen von Körnern wird die neue Zellwand

---

1) R. A. Harper, Beitrag zur Kenntniss der Kerntheilung und Sporenbildung im Ascus. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., 1895, Bd. XIII, Generalversammlungsheft, p. 67—78, Taf. XXVII, Fig. 9—13.

2) Guignard, Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire. Ann. d. sc. nat. Bot. 1885, p. 335, Taf. XX.

3) Strasburger, Karyokinetische Probleme, l. c., p. 182, Taf. II, Fig. 8, 9.

4) Harper, l. c., p. 72, Fig. 13—15, 20.

gebildet. Ich glaube daher, dass wir es hier mit einer echten Zellplatte zu thun haben, was allerdings bei den niederen Kryptogamen bis jetzt noch nicht beobachtet worden ist.

Obwohl ich den vegetativen Kern nicht so oft in Theilung begriffen gesehen habe wie die Kerne in den Schnäbeln, so scheint doch meine Fig. 18, Taf. XIV dafür zu sprechen, dass auch da die Spindel im Aequator sich soweit ausbreitet, bis sie die Wände der Mycelzelle berührt. Ob die Spindelfasern gleichzeitig die Wand der Zelle im ganzen Umkreis erreichen, oder ob sie, wie es Treub[1]) für *Epipactis* beschrieben hat, sich erst auf der einen Seite festsetzen, dann später durch Verschiebung des Kerns an die anderen Wände gelangen, konnte ich nicht feststellen, weil ich die Vorgänge an lebendigen Kernen nicht zu verfolgen vermochte[2]).

Die beiden Tochterkerne, die durch die Scheidewand von den Gameten abgetrennt wurden, gehen, obwohl sie deutliche Kernkörperchen[3]) und ein Chromatingerüst zeigen, allmählich zu Grunde (Fig. 11, 12, Taf. XIV). Die beiden anderen Tochterkerne dagegen ziehen sich abwärts; der männliche wandert durch das Loch an der Basis der Schnäbel und legt sich eng an den weiblichen an. Während dieser Bewegung haben sie fast ihre ursprüngliche Grösse erreicht (Fig. 10, Taf. XIII; Fig. 12, 13, Taf. XIV) und zeigen auf das deutlichste ein oder mehrere gewundene gleichmässige dicke Fädchen, an welchen, in ziemlich grossen Entfernungen von einander, die Chromatinscheibchen als stärker sich färbende Körner leicht zu erkennen sind (Fig. 12, 13 u. 14). In diesem Zustand bleiben die beiden Kerne eine ziemlich lange Zeit aneinander geschmiegt, ohne miteinander zu verschmelzen; die junge Zygospore zieht das sämmtliche Plasma aus den Mutterzellen an sich (Fig. 12, Taf. XIV), drängt die Scheidewand zwischen den Gameten zur Seite und bildet um sich eine sehr dünne Wand (Fig. 13, Taf. XIV).

---

1) M. Treub, Quelques recherches sur le rôle du noyau dans la division des cellules végétales. Natuurk. Verh. der koninkl. Akademie 1878, Deel XIX. — Ref. von Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung, p. 117, Taf. VIII, Fig. 58a—c. 1880.

2) Eidam, l. c., p. 222, Taf. XI, Fig. 21, vermuthete, dass zwischen den beiden inneren Reihen seiner eigenthümlichen Bilder eine Zellplatte gebildet wurde, die dann nach ihm schon in die Zeit der Metaphase fiel. Meine Präparate zeigen in diesem Stadium nichts von einer Zellplatte.

3) Ich finde keine Stütze in meinen Präparaten für Zimmermann's Annahme, dass die Nucleolen während der Theilung aus dem Kern gestossen werden und wieder in den Tochterkern hineinwandern.

Innerhalb dieser Wand wird allmählich das dicke aus vielen Schichten bestehende Endosporium gebildet. Nach dessen Bildung sind die Zygosporen sehr schwer zu fixiren, so dass dies, wie ich schon angegeben habe, nur mit kochenden Flüssigkeiten gelingt.

Eigenthümliche, stark lichtbrechende nicht näher bestimmte Körper, die in dem ganzen Mycel des Pilzes vorkommen und sich mit Osmiumsäure schwärzen lassen, aber von Alkohol, Aether und Chloroform, wie von Eisessig, nicht beeinflusst werden, füllen jetzt den ganzen Inhalt der Zygospore. In diesem Zustand verharrt die Zygospore eine Zeit lang, dann werden die stark lichtbrechenden Körper kleiner und zahlreicher, schliesslich aufgelöst und dann erscheint das Plasma zugleich deutlich vacuolisirt. Zu derselben Zeit, wie diese Vorgänge im Innern der Zygospore sich abspielen, wird die dicke Wand der Spore in drei Schichten gespalten und zwischen den äusseren und mittleren dieser Schichten treten farblose oder blassgelbe abgeplattete Körper auf, die fast wie Verdickungen aussehen (Fig. 16, Taf. XIV). Diese Körper, die ich sowohl an lebendigen, wie an fixirten und in Schnitte zerlegten Zygosporen studirte, entsprechen höchst wahrscheinlich denjenigen, die Eidam in alten Kulturen beobachtet hat; die Zygosporen, die ich studirte, befanden sich aber in einem viel jüngeren Zustand, als die, welche Eidam untersuchte. Wie diese Körper entstehen, ob sie als Flüssigkeit in die Wand der Zygospore gelangen oder ob sie als Umbildungen einer Lamelle derselben anzusehen sind, muss ich dahingestellt sein lassen, jedenfalls sind keine sichtbaren Löcher in der Wand vorhanden, durch die sie ihren Weg hätten nehmen können. Zwischen den inneren und mittleren Schichten sind solche Körper nicht vorhanden, vielmehr machen diese beiden Lamellen den Eindruck, als ob sie durch die Behandlungsweise von einander gesprengt worden wären[1]), eine Annahme, die aber durch mein Studium der lebendigen Objecte ausgeschlossen wird.

Wie oben geschildert, verschmelzen während der Umgestaltung des Zygosporeninhalts die beiden Kerne miteinander. Ich habe Stadien gefunden, wo zwei Nucleolen den kurz vorher vollzogenen Verschmelzungsact andeuten, aber leider sind die Kerne in diesem Zu-

1) Eidam, l. c., Taf. XII, Fig. 23, bildet für *Basidiobolus lacertae* einen solchen Zustand ab.

stand nicht besonders gut fixirt. Auch habe ich in dem grossen Nucleus der fertigen Zygospore vergebens nach irgend einer besonderen Anordnung der männlichen und weiblichen Chromatinmassen, wie sie neulich von Rückert[1]) für *Cyclops* beschrieben worden ist, gesucht. Die erste Theilung des Zygosporenkernes habe ich nicht gesehen.

An dieser Stelle möchte ich die Aufmerksamkeit auf die in Fig. 19, Taf. XIV abgebildete Conidie lenken, die sich durch Theilung des Kerns und Bildung der Schnäbel unmittelbar zu einer Zygospore umgestaltet hat, und hervorheben, was Eidam damals nicht genügend betont hat, dass wir es hier vielleicht mit einem der kürzesten Fruchtformenwechsel zu thun haben, welcher im Pflanzenreich bekannt ist.

Die Deutung der Schnäbel will ich auf Grund der Untersuchung eines vereinzelten Objects nicht versuchen. Eine solche Deutung wird ja nur Werth gewinnen, wenn sie durch Vergleich mit anderen verwandten Objecten zu phylogenetischen Schlussfolgerungen Veranlassung geben könnte.

Bonn, den 15. März 1896.

Botanisches Institut.

Während meiner Reise nach Buitenzorg ist die Arbeit Raciborski's (Ueber den Einfluss äusserer Bedingungen auf die Wachsthumsweise des *Basidiobolus ranarum*. Flora 1896, 82. Bd, Heft 2, p. 107—132) erschienen. Das Manuscript, das ich in Bonn zurückgelassen hatte, wurde mir nachgeschickt und so vermag ich anhangsweise noch die Arbeit von Raciborski zu besprechen.

Ich kann mich mit seiner Meinung betreffend die Aehnlichkeit zwischen *Basidiobolus* und *Spirogyra* nur einverstanden erklären und hervorheben, was ja meine Untersuchung gezeigt hat, dass auch im Modus der Kerntheilung eine gewisse Aehnlichkeit zwischen beiden Organismen besteht.

Dass *Basidiobolus* von den übrigen Entomophthoreen abzuspalten sei, erscheint mir gerechtfertigt, und ich möchte wohl glauben, dass

1) J. Rückert, Ueber das Selbstständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der ersten Entwickelung des befruchteten *Cyclops*-Eies. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 45, Heft 3, p. 339—369, Taf. XXI u. XXII. 1895.

er ein von denselben verschiedener Pilz ist, nicht nur wegen seiner Einzelligkeit bezw. Einkernigkeit, sondern auch weil er höchst wahrscheinlich im Besitz einer Zellplatte ist. Es lässt sich schon wegen der Vielkernigkeit bei anderen Entomophthoreen eine Zellplatte nicht erwarten.

Inwieweit Raciborski Recht hat, eine Archimyceten-Reihe aufzustellen, muss die weitere Forschung entscheiden; sicher scheint es mir aber, dass nicht alle Chytridiaceen in diese Gruppe einzureihen sind. Einige Synchytreen z. B. sind während eines grossen Theils ihres vegetativen Zustandes vielkernig.

Zu Raciborski's Versuch (S. 132), die Furchungsvorgänge bei *Cyclops*, während welcher die männlichen und die weiblichen Elemente während einiger Theilungen getrennt bleiben, mit den zeitlich getrennten zwei Phasen der Befruchtung bei den Conjugaten zu homologisiren, möchte ich nur bemerken, dass die Ascogonentwickelung bei *Sphaerotheca*, so wie sie sich aus Harper's[1]) Untersuchung ergiebt, zum Mindesten sicher nicht, so wie es Raciborski will, als eine zwischen die Verschmelzung des männlichen und des weiblichen Plasmas und die Verschmelzung der Kerne eingeschobene Entwickelungsperiode gelten kann.

Buitenzorg (Java), den 14. Juli 1896.

---

1) R. A. Harper, Die Entwickelung des Peritheciums bei *Sphaerotheca castagnei*. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. XIII, Heft 10, p. 475—481.

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Abbildungen wurden mittelst einer Abbe'schen Camera lucida gezeichnet. Die Figuren 1, 6, 10, 11, 12, 13, 15, 16, 18 und 19 sind mit Winkel's Objectiv $\frac{1}{14}$, Oelimmersion und Ocular No. 3, 1480 mal vergrössert; die übrigen Figuren (mit Ausnahme des Habitusbildes Fig. 20) sind mit Objectiv $\frac{1}{14}$ und Ocular No. 5 2380 mal vergrössert.

Tafel XIII.

Fig. 1. Ruhende Kerne in den Schnäbeln, Loch zwischen Gameten schon gebildet.

Fig. 2. Ruhende Kerne in den Schnäbeln, stärker vergrössert.

Fig. 3. Rechts Kern im Prophasestadium, links Aequatorialplatte.

Fig. 4 u. 5. Zwei Spindeln im Metaphasestadium, in verschiedenen Schnäbeln.

Fig. 6. Auseinanderweichen der Tochterchromosomen.

Fig. 7. Anfang des Auseinanderrückens der Tochterkerne.

Fig. 8. Ausbreitung der Spindel bis an den Rand der Zellwände.

Fig. 9. Auftreten der Körnchen der Zellplatte.

Fig. 10. Grössenzunahme der Tochterkerne und Auftreten einer jungen Scheidewand. Der männliche Kern befindet sich dem Loch gegenüber.

Tafel XIV.

Fig. 11. Späteres Stadium nach Eintritt des männlichen Kerns in die weibliche Gamete (nur ein Kern sichtbar, der andere Kern befand sich im folgenden Schnitt). Einwanderung des Plasmas des männlichen Gameten.

Fig. 12. Noch späteres Stadium. Kerne in den Schnäbeln desorganisirt; männlicher und weiblicher Kern aneinander geschmiegt.

Fig. 13. Junge Zygospore nach der Bildung einer dünnen Zellwand.

Fig. 14. Männliche und weibliche Kerne vor der Verschmelzung (die Chromatinscheibchen besonders deutlich).

Fig. 15. Ziemlich alte Zygospore nach vollzogener Befruchtung.

Fig. 16. Noch ältere Zygospore mit gespaltener Wand. Es sind Körper aufgetreten, die wie Verdickungen aussehen.

Fig. 17. Vegetativer Kern in Theilung begriffen; Metaphase, die Polplatten deutlich zeigend.

Fig. 18. Vegetative Theilung des Kerns; die Ausbreitung der Spindelfasern bis an den Rand der Zelle zeigend.

Fig. 19. Conidie, aus der unmittelbar eine Zygospore hervorgeht. Das Loch zwischen den Gameten schon gebildet, obwohl die Kerne noch im Ruhestadium sind.

Fig. 20. Conidie, die den Conidienträger zu bilden begonnen, aber diesen Plan geändert hat und zur Zygosporbildung übergegangen ist.

Zur Kenntniss der Kern- und Zelltheilung bei den Sphacelariaceen.

Von

Walter T. Swingle aus Washington, D. C.

Mit Tafel XV und XVI.

Im Frühjahr des vorigen Jahres (1896), während eines dreimonatlichen Aufenthalts in der Zoologischen Station zu Neapel[1]), habe ich Gelegenheit gehabt, die reiche Algenflora der zauberisch schönen Umgebung dieser Stadt kennen zu lernen. Unter Anderem wurde meine Aufmerksamkeit sehr früh auf die *Sphacelariaceen* gelenkt, und angeregt durch die interessanten Resultate, die Strasburger durch seine früheren Untersuchungen zu Tage gefördert hat, habe ich ein weiteres Studium dieser Algen mit Anwendung der modernen Mikrotomtechnik unternommen, hauptsächlich in der Hoffnung, genauere Kenntniss des Verhaltens des Kinoplasma während der Zellplattenbildung, der Vorgänge der Spindelbildung und der Theilung der Centrosomen erlangen zu können. Das Material habe ich während der Monate April und Mai gesammelt und das genauere Studium dieser Pflänzchen während der Monate April und Mai begonnen und von Juni bis October in dem Botanischen Institute der Universität Bonn weiter fortgesetzt.

Das viel studirte *Stypocaulon scoparium* (L.) Kütz. findet sich sehr häufig im Golf von Neapel. Besonders bei Baja habe ich

1) In der zoologischen Station habe ich den Tisch der Smithsonian Institution, Washington, D. C., benützt und spreche hier dem Secretär derselben, Herrn S. P. Langley, meinen aufrichtigsten Dank aus. Ferner benutze ich gern diese Gelegenheit, um die Liberalität zu rühmen, mit welcher Herr Director, Geheimrath Prof. Dr. Dohrn, und seine Assistenten, Herr Prof. Dr. Paul Meyer und Prof. Dr. H. Eissig, die ausserordentlich grossen Hilfsmittel der Station mir zur Verfügung stellten, auch dem Cav. Dott. Lo Bianco gegenüber fühle ich mich für die freundliche Hilfe beim Sammeln des Materials sehr verbunden.

vortreffliches Material hiervon sammeln können. Dort wächst diese Pflanze auf Steinen in geringer Tiefe in dichten, oft halbkugeligen, aus zahlreichen 5—10 cm langen Pinseln zusammengesetzten Büscheln[1]), die unten wenig, oben reich verzweigt sind. Die Scheitelzellen der Stammaxen, so auch der Lang- und Kurztriebe befanden sich in lebhaftem Wachsthum. Nachdem ich gesehen hatte, wie schön die Kern- und Zelltheilungsfiguren bei dieser Alge sich zeigen, bemühte ich mich, andere Formen mit grossen Scheitelzellen zu finden, um Vergleichsmaterial zu gewinnen.

Die so häufig vorkommenden Arten der Gattung *Sphacelaria* waren zu klein, um mit *Stypocaulon* als Beobachtungsobjecte verglichen werden zu können.

Die Scheitelzellen von *Cladostephus* erwiesen sich freilich als breiter, aber als sehr kurz, und das Plasma war so dicht mit Körnern erfüllt, dass dieser Umstand das Studium der Kern- und Zelltheilung wesentlich erschwerte.

Halopteris filicina (Grat.) Kütz. kommt häufig bei Nisida vor, aber die Scheitelzellen dieser Alge waren durchschnittlich viel kleiner, als die von *Stypocaulon*. Ausserdem liessen sich diese Scheitelzellen nur schwer sammeln wegen der Zartheit der Pflanze und der kleinen Zahl von Achsen und dicken Haupttrieben. Eine andere Form, die in grösserer Tiefe in der Secca di Benta Palummo wächst, hat aber geradezu erstaunlich grosse Stammscheitelzellen und auch ziemlich viele grosse Haupttriebe. Die Stammscheitelzellen waren durchschnittlich $^1/_{10}$ grösser als diejenigen von *Stypocaulon scoparium*, und auch scheint der Kern im Verhältniss zu den Zellen etwas grösser zu sein als bei *Stypocaulon* [vergl. Fig. 11 (× 800) und Fig. 5, Taf. XV (× 400)]. Leider fand ich nach wiederholten Versuchen, dass während des Aufnehmens mit dem Schleppnetz beinahe sämmtliche Scheitelzellen desorganisirt waren. Nur ganz ausnahmsweise bekam ich unverletzte Stammscheitelzellen. Deshalb musste ich wider Willen auf die Untersuchung dieser schönen Form[2]) verzichten.

---

1) Siehe die nach einem Aquarell wiedergegebene farbige Tafel in Kerner v. Marilaun, Pflanzenleben, Bd. I, p. 547. Leipzig und Wien 1890.

2) Dieses Pflänzchen wächst ziemlich häufig mit einigen anderen Sphacelariaceen auf Corallinen und Steinen in der Secca di Benta Palummo. Die Vorgänge der Verzweigung, der Bildung von Kurztrieben aus den axilen Zellen und die streng zweireihige Anordnung der Verzweigungen aller Ordnungen stimmt vollständig mit *Halopteris* überein. Die Zweige bilden einen viel grösseren Winkel mit der Hauptachse als bei *Halopteris filicina*, und auch sind Verzweigungen höherer Ordnung in

Aber *Stypocaulon scoparium* ist nicht nur häufig und leicht in grossen Mengen zu sammeln, sondern auch ziemlich oft und zu jeder Tageszeit in lebhafter Theilung begriffen. Ausserdem hat es grössere Scheitelzellen und grössere Kerne als irgend eine andere in europäischen Gewässern vorkommende Art dieser Familie (ausser der vorher erwähnten tiefwachsenden *Halopteris*-Art).

Wegen der ungefähr gleichen Länge aller Hauptzweige eines Individuums war es leicht, Hunderte von Gipfelstücken abzuschneiden und in die Fixirungsflüssigkeit zu übertragen.

Methoden.

Mein bestes Material war in Säuren fixirt, die mit Seewasser verdünnt waren. Eine stärkere Lösung von dem Flemming'schen (Chromosmiumessigsäure) Gemisch, mit 5—15 Theilen Seewasser verdünnt, gab ausgezeichnete Bilder von Plasmastructuren, aber leider erschienen die Kerne gewöhnlich so geschwärzt, dass die Beobachtung der feineren Details der Karyokinese dadurch sehr erschwert wurde. Auch das v. Rath'sche Platinchlorid-Osmium-Pikrinessigsäure-Gemisch zeigte dieselben Nachtheile.

Halbprocentige Chromsäurelösung in Seewasser gab nach 24stündiger Einwirkung sehr gute Kerntheilungsbilder. Das Kinoplasma war auch regelmässig gut fixirt, aber die allerfeinsten Details der Trophoplasmastructur liessen sich nicht erkennen. Das v. Rath'sche Platinchlorid-Pikrinessigsäure-Gemisch in Seewasser gab sehr gute Resultate, sowohl für Kern-, als auch für Plasmastructuren. Die Boveri'sche Pikrinessigsäure in Seewasser leistete viel weniger. Sie verursacht heftige Contractionen im Plasmakörper, wobei oft die Lage der Kerne und des Kinoplasmas vollständig ver-

---

viel grösserer Anzahl vorhanden. In Hinsicht hierauf zeigte es viel Aehnlichkeit mit der Varietät *Sertularia*, welche von Geyler (1866, p. 507—509) beschrieben war. Aber diese Form ist bisher nicht als im Mittelmeer vorkommend bekannt. Auch soll sie keine Wurzelfäden besitzen. Bei meiner Form finde ich Wurzelfäden an allen älteren Exemplaren, aber sie entspringen, anscheinend paarweise, an der Basis der älteren Haupttriebe, wie Magnus es ausnahmsweise bei *Halopteris filicina* gefunden hat, niemals, soweit ich gesehen habe, von primären Randzellen, wie es bei *Halopteris filicina* gewöhnlich der Fall ist. Sicher ist diese Alge nicht die *Chaetopteris plumosa* (Lyngb.) Kütz., die Berthold in Secca di Benta Palummo gefunden zu haben glaubte, und auch nicht die *Sphacelaria Plumula* Zanardini, wofür Reinke die von Berthold als *Chaetopteris* bezeichnete Form hält.

ändert war. Nichtsdestoweniger gab es ziemlich gute karyokinetische Figuren, die mit der Flemming'schen dreifachen Färbung leicht zu tingiren waren. Gewöhnlich dauerte der Aufenthalt in der Fixirungsflüssigkeit 24 Stunden; nachher wurde das Flemming'sche und Chromsäurematerial in Seewasser 2—4 Stunden ausgewaschen, dann dieselbe Zeit in Seewasser, welches einen Zusatz von 25 % Alkohol erhalten hatte, gelegt, hierauf in destillirtes Wasser mit einem Zusatz von 50 % Alkohol übertragen, und endlich in 70procentigem Alkohol aufbewahrt. Das in pikrinsäurehaltigen Lösungen fixirte Material wurde direct in Seewasser mit 25 % Alkoholzusatz gebracht und nachher, wie oben geschildert, behandelt. Um die Pflänzchen in Paraffin einzubetten, wurden sie successiv mit 90procentigem Alkohol, zweimal mit absolutem Alkohol, dann mit einer Mischung von gleichen Theilen absoluten Alkohols und Chloroform, und schliesslich zweimal mit reinem Chloroform behandelt. Das Chloroform wurde nun in der Kälte mit kleinen Stücken Paraffin versetzt, dessen Schmelzpunkt zwischen 53—54° C. lag. Nach 2—3 Stunden wurde die Mischung auf 35° C. erwärmt und weitere Mengen Paraffin bis zur vollständigen Sättigung zugesetzt. Sowie dieser Zeitpunkt erreicht war, wurde die Temperatur auf 55° C. erhöht und weitere Quantitäten Paraffin zugesetzt. Nachdem das Paraffin die Pflanzen vollständig durchdrungen hatte, erfolgte die Uebertragung des Materials mit der Pincette aus diesem chloroformhaltigen Paraffin in geschmolzenes reines Paraffin. Dann galt es die Objecte entsprechend zu orientiren. Sie wurden in ein flaches mit geschmolzenem Paraffin gefülltes Uhrglas, das man auf eine Kupfer- oder Eisenplatte stellte, gelegt. Diese Metallplatte war durch eine an einem Ende untergeschobene kleine Spirituslampe erwärmt, und durch einige Versuche gelang es leicht, die richtige Stelle zu finden, wo die Temperatur der Platte genau dem Schmelzpunkt des Paraffins entsprach. Dann wurde unter einer Lupe, mit Hilfe von Pincette und Scalpell, der Gipfeltheil des Pflänzchens (einschliesslich der Scheitelzelle und den 2—5 darunter liegenden Segmenten) weggeschnitten und in ein mit geschmolzenem Paraffin gefülltes Papierkästchen übertragen. Gewöhnlich trug der Gipfeltheil 1—3 kurze Zweige und die annähernd zweireihige Anordnung dieser Zweige auf der Achse zwang die Stücke sich flach auf dem Boden des Kästchens zu lagern. Dadurch gelangte die Verzweigungsebene in eine mit dem Boden parallele Lage. Viele solche abgeschnittene Scheiteltheile wurden in das 1 Quadratcentimeter grosse

Kästchen gelegt, bis endlich der Boden vollständig davon bedeckt war. Nach plötzlicher Abkühlung in kaltem Wasser und Entfernung des Papiers, war der Paraffinblock für das Mikrotom fertig vorbereitet. Bei dieser Methode gelang es leicht, Schnitte parallel dem Boden des Blöckchens resp. parallel der Verzweigungsebene der Achse zu gewinnen.

Die 5—10 μ dicken Schnitte wurden znm Theil mit einem Minot-Zimmermann'schen, zum Theil mit einem Jung'schen Schlittenmikrotom gemacht. Die aus zusammenhängenden Schnitten bestehenden Bänder wurden, auf vorher gut gereinigten Objectträgern, mittelst Paul Meyer'schem Eiweiss befestigt. Zuerst breitete ich die Eiweisslösung in einer sehr dünnen Schicht auf dem Objectträger aus, goss dann einige Tropfen destillirtes Wasser darüber, und nachdem ich die Schnitte auf dieser Wasserschicht in regelmässiger Reihenfolge gelegt hatte, erwärmte ich die Objectträger allmählich, aber nicht bis zum Schmelzpunkt des Paraffins, über einer Spirituslampe. Die Paraffinbänder werden dadurch erweicht und breiten sich dann vollständig flach auf den Wasserschichten aus. Das überschüssige Wasser entfernte ich dann mittels Fliesspapier, und sobald die Objectträger trocken waren, legte ich sie in den auf 55° C. erwärmten Ofen, wodurch das Paraffin geschmolzen wurde und das Wasser vollständig verdunstete. Nach einigen Stunden wurden die Objectträger, um das Paraffin aufzulösen, in Terpentinöl gelegt, und nachher entfernte ich das Terpentinöl durch absoluten Alkohol. Die Schnitte waren dann zum Tingiren fertig. Dies geschah gewöhnlich in dem Flemming'schen Dreifarbengemisch oder in den Heidenhain'schen Eisenvitriol- und Hämatoxylinlösungen. Auch wurde eine wässerige Lösung von Rutheniumroth mit gutem Erfolg benutzt.

Das Flemming'sche Safranin-Gentianaviolett-Orangeverfahren habe ich in folgender Weise gebraucht. Erstens wurden die Objectträger mit den anhaftenden Schnitten unbestimmte Zeit in Safraninlösung gelassen (eine halbe Stunde bis zu mehreren Tagen), dann in schwach mit Salzsäure angesäuertem (bis $^1/_{10}$ %) absoluten Alkohol so lange ausgewaschen, dass nur noch die Kernkörperchen deutlich roth erschienen. Dann wurden die Schnitte mit einer Lösung, welche aus 9 Theilen Wasser und 1 Theil Gentianaviolett bestand, 1—5 Minuten tingirt, nachher flüchtig mit destillirtem Wasser abgespült und in eine, wie oben hergestellte, zehnfach verdünnte Lösung von $^1/_{10}$ gesättigter wässeriger Orange-Gentianaviolett-Lösung

$^1/_4$—$2^1/_2$ Minuten übergeführt, dann in absolutem Alkohol einige Secunden abgewaschen und, während noch violette Wolken in Bildung begriffen waren, rasch mit Nelkenöl behandelt und dann in Canadabalsam aufbewahrt. Falls die Färbung nicht gelungen war, wurde der Balsam gelöst und die Schnitte mit absolutem Alkohol, der einen Zusatz von $^1/_{10}$ % Salzsäure erhalten hatte, entfärbt, und dann nochmals tingirt. Es war bei dieser Methode leider nicht leicht die besten Farbendifferenzirungen zu bekommen, aber die gut gelungenen Präparate waren weitaus besser zum Studium des Zellinhaltes geeignet als alle durch andere Färbemethoden sonst erhaltenen. Das Heidenhain'sche Färbeverfahren war viel leichter anzuwenden und gab oft vortreffliche Bilder, besonders von Chromatin, Nucleolen, Centrosomen und Chlorophyllkörnern, aber Tropho- und Kinoplasma färbten sich nur wenig. Die Objectträger kamen zuerst in Eisenvitriollösung für eine bis mehrere Stunden, und dann, nach kurzer Abspülung mit destillirtem Wasser, in Hämatoxylinlösung ungefähr für gleiche Zeit. Sie wurden dann nochmals mit Wasser abgespült und mit Eisenvitriollösung allmählich entfärbt bei continuirlicher Controlle unter dem Mikroskop, bis sie sehr blass erschienen; dann wurden sie durch Wasser, Alkohol, Nelkenöl oder Xylol in Canadabalsam übertragen.

Das Rutheniumroth brauchte ich nur in sehr verdünnter wässeriger Lösung und überwachte die allmähliche Färbung unter dem Mikroskop. Wenn der richtige Ton erreicht war, wurden die Schnitte direct durch Alkohol und Nelkenöl in Balsam übertragen. Dieses Färbeverfahren war besonders gut für das Kino- und Trophoplasma, aber hatte geringeren Werth für die anderen Zellbestandtheile. Leider lässt es sich nicht mit der Heidenhain'schen Methode vereinigen; wäre dies möglich, dann hätte man eine schöne Differenzirung zu erwarten.

Geschichtliches.

Obwohl die Zelltheilungsfolge und Gewebedifferenzirung bei *Stypocaulon*, *Halopteris*, *Cladostephus*, *Sphacelaria* und anderen Sphacelariaceen schon mehrmals studirt worden ist, so sind doch die Vorgänge der Zell- und Kerntheilung nur bei *Stypocaulon scoparium*, und zwar hauptsächlich durch die Untersuchungen

Strasburger's[1]) (1880 u. 1892) zur Kenntniss gebracht, obwohl Nägeli die erste Beschreibung dieser Vorgänge gab.

In der ersten Arbeit Strasburger's war die Zelltheilung sowohl bei lebenden als bei fixirten Pflanzen studirt und auch eine Beschreibung der Karyokinese der Kerne gegeben. In der zweiten Arbeit (1892) über diese Alge beschrieb Strasburger das Verhalten des Kinoplasmas und der Centrosomen bei der Kerntheilung und behandelte auch die Zellplattenbildung. Die Zellen wurden an fixirtem Material in intactem Zustand studirt. Humphrey gab zwei Jahre später (1894) eine kurze Schilderung der Centrosomen dieser Pflanze. Er hat in seinen Untersuchungen hauptsächlich Mikrotomschnitte gebraucht, doch sind seine Beschreibungen und seine Bilder unvollständiger als die früher von Strasburger publizirten. Die äussere Morphologie und die Zelltheilungsfolge wurden zuerst durch Nägeli bei *Stypocaulon* (1844) studirt, aber Geyler (1866) verdanken wir die erste eingehende vergleichende Untersuchung der Zelltheilungsfolge mehrerer Gattungen der *Sphacelariaceen*. Dann erschienen ungefähr gleichzeitig zwei weitere wichtige Arbeiten von Pringsheim (1873) und von Magnus (1873). Die Arbeit Pringsheim's bezieht sich vorwiegend auf die Entwickelungsgeschichte und Morphologie von *Cladostephus* und *Sphacelaria*, giebt aber auch viele wichtige Notizen in Bezug auf andere Gattungen. Die Untersuchungen von Magnus, erstreckten sich auf mehrere Gattungen, die hauptsächlich vom morphologischen Standpunkte aus beschrieben wurden.

Endlich veröffentlichte in der letzten Zeit Reinke (1891) eine vergleichend systematische, morphologische Monographie, die alle bekannten Gattungen behandelt.

Allgemeine Morphologie von *Stypocaulon*.

Da meine Untersuchungen sich hauptsächlich auf *Stypocaulon scoparium* beziehen, werde ich zuerst eine kurze Schilderung der äusseren Morphologie und der Zelltheilungsfolge im Scheiteltheile dieser Pflanze geben. Meine Beschreibung bezieht sich auf den

1) Die eingeklammerten Zahlen, die den Namen der Verfasser folgen, beziehen sich auf die am Ende dieser Arbeit gegebene Zusammenstellung der wichtigsten Schriften über diese Algengruppe.

vegetativen Zustand; fructificirende Exemplare habe ich nicht finden können. Für Habitusbilder verweise ich auf Kützing's Tabulae phyc. V. t. 96, Geyler (1866) und Reinke (1894).

Geyler hat die Zelltheilungsfolge in den älteren Segmenten ausführlich beschrieben. Auch sind einige weitere Einzelheiten in den Arbeiten Pringheim's (1873), Magnus' (1873) und Reinke's (1891) zu finden. Bekanntlich ist bei dieser Alge das Wachsthum sowohl der Haupt- als der Nebenachsen streng auf die Gipfelzellen beschränkt. Wie Sachs[1]) es kurz gefasst hat, „haben wir also in diesem Fall am oberen Ende des Sprosses Wachsthum ohne Zelltheilungen, an den älteren Theilen der Sprosse Zelltheilungen ohne Wachsthum“.

Die Scheitelzelle ist deshalb die grösste Zelle der Pflanze, und bei gut gewachsenen Hauptsprossen erreicht sie oft 150—175 μ im Durchmesser und 80—150 μ bei den Nebensprossen[2]). Sie ist gewöhnlich $1\frac{1}{2}$—$2\frac{1}{2}$ Mal so lang wie breit; das Verhältniss der Länge zur Breite ist natürlich viel grösser gerade vor als nach der Zelltheilung. Die primären Segmentzellen sind auch sehr gross, theilen sich aber sehr früh durch eine transversal gestellte Wand in zwei übereinander liegende secundäre Segmentzellen. Durch die nächsten Theilungen zerfallen diese secundären Segmentzellen in vier Quadranten. Dann theilt sich jeder dieser Quadranten in eine primäre Markzelle und einige primäre Randzellen. Durch weitere Theilungen zerfallen diese primären Markzellen in eine Anzahl secundärer Markzellen, sie alle durchlaufen aber die ganze Länge der secundären Segmentzelle. Durch wiederholte Theilungen zerfallen die primären Randzellen in eine grosse Zahl kleinerer Zellen. — Diese weisen aber niemals die ganze Länge der secundären Segmente auf und sind viel kleiner als die Markzellen. Für eine genauere Beschreibung der Theilungsfolge ist Geyler (1866) zu vergleichen. — Während dieser regen Kern- und Zelltheilungsthätigkeit findet in den Segmentzellen absolut kein oder doch nur äusserst wenig Wachsthum statt. Mit jeder Theilung wird der Kern kleiner, so dass die Kerne der allerkleinsten Zellen der

1) Julius Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, I. Aufl., Vortrag XXVII, p. 528. — Siehe auch „Ueber Zellanordnung und Wachsthum“ (Arbeiten aus dem botan. Institut zu Würzburg, Heft 2, 1874); Gesammelte Abhandlungen über Pflanzenphysiologie, II, p. 1138.

2) Bei der tiefwachsenden Form von *Halopteris* sind die Zellen oft etwas grösser (ungefähr $\frac{1}{10}$), aber bei allen anderen bekannten Arten der Sphacelariaceen kleiner.

äussersten Rindenschicht oft weniger als ein Tausendstel der Volumina des grossen Kerns in der Sprossscheitelzelle haben. Es liegt hier in diesem Fall eine besonders schöne Bestätigung der Ansicht Strasburger's vor, dass die Grösse der Kerne in Correlation mit derjenigen der Zelle steht[1]). Bei der Theilung der Segmente bleibt, wie bereits hervorgehoben, das Wachsthum fast vollständig aus; die Zellen und Kerne müssen also mit jeder Theilung kleiner werden.

Die Scheitelzelle theilt sich entweder durch eine quer (horizontal) gestellte Wand in zwei ungefähr gleich grosse übereinander befindliche Zellen, von denen die untere eine primäre Segmentzelle, die obere die neue Scheitelzelle darstellt; oder durch eine schräg gestellte Wand in eine obere seitlich liegende kleinere uhrglasförmige Zelle, die den Anfang zu einer seitlichen Verzweigung bildet, und eine grössere die zur neuen Scheitelzelle auswächst (Fig. 4, Taf. XV), Magnus (1873, Fig. 38—40, Taf. II), Strasburger (1892, Fig. 6, Taf. III). In der Stammscheitelzelle finden in der Regel noch zwei Quertheilungen und dann erst eine schräge Theilung statt (Fig. 5, Taf. XV), Geyler (1866, Fig. 1, Taf. 34). Magnus war (1873) der erste, der die richtigen Verhältnisse der Grösse und Lage bei der Zweiginitialbildung erkannte. Ungefähr zu derselben Zeit gab Pringsheim (1873) eine ebenso richtige Darstellung der Verzweigungsvorgänge bei der verwandten Gattung *Halopteris*. Nägeli (1844) und Geyler (1866) haben die Vorgänge in unvollständiger, zum Theil unrichtiger Weise geschildert. Nägeli hielt nämlich die schräg gestellte kleinere Zelle für die wirkliche Sprossscheitelzelle. Seine Abbildung zeigte diese Tochterzelle von dem oberen Ende der Scheitelzelle durch eine sehr wenig geneigte Wand abgeschnitten. Das entsprach den thatsächlichen Verhältnissen nicht. Die Wand zwischen diesen zwei Zellen bildet immer einen grossen Winkel mit der letzten horizontalen Segmentwand (Fig. 4, Taf. XV). Strasburger (1892, Fig. 6, Taf. III). Magnus (1893, Fig. 38 u. 39, Taf. II). Geyler hatte umgekehrt als das erste Zeichen einer Zweigbildung eine ganz seitliche Ausbuchtung der Wand der Scheitelzelle geschildert und abgebildet. Erst nachher sollte diese Ausbuchtung, seiner Ansicht nach, durch eine Wand abgeschnitten werden. Ich habe ebensowenig wie Magnus (1893) eine seitliche Ausbuchtung, die noch nicht durch eine Scheidewand abgetrennt gewesen wäre,

1) Strasburger, Histologische Beiträge, V. Ueber die Wirkungssphäre der Kerne und die Zellgrösse.

finden können. Erst Strasburger wies in seiner letzten Arbeit (1892) auf die Wichtigkeit der Kernorientirung bei dieser Theilung hin. In merkwürdiger Weise stellt sich der Kern schräg, ehe die geringsten Zeichen von Asymmetrie in der Scheitelzelle zu beobachten sind; er nimmt sogar diese Stellung schon vor dem Ende der Zellplattenbildung der letzten segmentbildenden Theilung an (Fig. 5, Taf. XV). Die Tochterkerne weichen auseinander in der Fortsetzung der Achse des schräg gestellten Mutterkerns (Fig. 1, Taf. XV), und endlich ist die uhrglasförmige Zweiginitialzelle[1]) gebildet (Fig. 4, Taf. XV), die aus ihrer ursprünglichen Lage in dem oberen seitlichen Ende der Scheitelzelle sehr bald zur Seite gedrängt wird durch das schnelle Wachsthum ihrer grossen Schwesterzelle (Fig. 5, Taf. XV, unten), Magnus (1873, Fig. 40, Taf. II), Strasburger (1892, Fig. 6, Taf. III).

Die Zweiginitiale theilt sich bald nachher in eine kleinere Achselzelle und in eine grössere Zweigscheitelzelle. Diese letztere stimmt im Allgemeinen mit der Stammscheitelzelle überein, nur dass sie in der Regel mehr Segmentzellen und weniger Seitentriebe bildet. Die Achsenzelle wird zuerst durch eine Wand in eine grössere in der Achsel liegende Zelle und eine an der Zweigseite liegende kleinere getheilt, (Strasburger, 1892, Fig. 6, Taf. III). Dann theilt sich jede dieser Zellen in eine Querreihe von Urhaarzellen, (Geyler, 1866, Fig. 12, Taf. 24). Diese letzten erzeugen zuerst eine kleinere untere Haarbasalzelle mit kleinerem Kern und eine viel längere (nicht breitere) obere echte Haarmutterzelle mit entsprechend grösserem Kern. Diese Haarmutterzelle bildet

---

1) Magnus (1873, p. 146) hat „die vom oberen Ende der Scheitelzelle durch eine schräg geneigte Wand abgeschiedene kleinere Tochterzelle als den gleich etwas seitlich abgeschiedenen Scheitel derselben angesprochen, und die grössere Tochterzelle als die zum Fortsetzungsspross auswachsende gleich schief abgeschiedene Gliedzelle betrachtet". Aber wie Pringsheim (1873) richtig hervorhebt, hat er keinen zwingenden Beweis für diese Ansicht gegeben. Es scheint mir einfacher, die Zweigbildung in der Scheitelzelle als etwas ganz Verschiedenes von der gewöhnlichen Gliedzellenbildung zu halten, und wenn wir einmal die Vorgänge ohne die vermeintliche Homologie mit der Segmentbildung betrachteu, dann ist es ohne Weiteres klar, dass die grössere, zur Sprossfortsetzung auswachsende Zelle die wirkliche Achsenscheitelzelle ist und dass der Spross ein Monopodium darstellt. Deshalb habe ich nicht, wie Magnus, diese Zelle den Scheitel genannt und auch nicht Zweigscheitelzelle, weil sie ganz merkwürdige, bei der ersten Theilung später zu erwähnende, Eigenthümlichkeiten zeigt. Die grössere der zwei durch diese Theilung gebildeten Zellen ist die wirkliche Zweigscheitelzelle.

fortwährend in dem oberen Ende kleinere primäre Haarsegmentzellen. Die Haarmutterzelle wächst dann ungefähr zu ihrer ursprünglichen Grösse aus und theilt sich dann erst wieder so wie zuvor. Dieser Vorgang kann sich sehr oft wiederholen. Die primären Haarsegmente theilen sich hierauf in gleich grosse secundäre Segmente, die dann nochmals diesen Vorgang wiederholen und sich schliesslich in die Länge strecken. Alle diese Theilungen sind Quertheilungen. Die alten Haarzellen erscheinen sehr saftreich, beinahe farblos und sehr zart. Die Haare sind die einzigen Theile dieser Pflanze, die intercalar in die Länge wachsen, somit einen Zuwachs der Zellen, nachdem sie vom Scheitel abgetrennt worden sind, zeigen.

Die Scheitelzelle wächst gewöhnlich nur in die Länge; an Haupttrieben aber, die besonders lebhaftes Wachsthum zeigen, ist oft auch eine allmähliche Breitenzunahme zu constatiren. Bei kümmerlichen Zweigen kann eine Breitenabnahme stattfinden. Die Seitenzweige bilden sich entweder zu Langtrieben mit unbegrenztem Wachsthum aus, die mitunter, so wie die Stämme, aus den Rindenzellen hervorsprossende Wurzelfäden aufweisen, oder sie werden Kurztriebe, die früher oder später unter allmählicher und regelmässiger Breitenverminderung der Scheitelzelle in eine scharfe Spitze auslaufen. Siehe Geyler (1866) und Pringsheim (1873).

Unter besonders vortheilhaften Wachsthumsbedingungen können Kurztriebe sich in Langtriebe, oder unter wenig günstigen Umständen Langtriebe sich in Kurztriebe verwandeln. Alle früheren Autoren geben an, dass die Verzweigungen aller Ordnungen zweireihig angeordnet sind. Ich finde aber, dass bei Stämmen und Haupttrieben dieser Alge dies höchst selten oder vielleicht niemals, bei *Halopteris* dagegen häufig der Fall ist. Die Zweigstellung von *Stypocaulon* ist nur annähernd zweireihig; der dritte Zweig steht nicht genau über dem Ersten, und da die kleinen Abweichungen auf demselben Stamm alle der gleichen Richtung folgen, so wird ihre Anordnung einer sehr steil gewundenen spiraligen ähnlich. Diese Abweichungen von der streng zweireihigen Anordnung sind aber kaum bemerkbar, wenn man nur kleinere Strecken in Betracht zieht. Wurzelfäden entstehen an älteren Stämmen und Haupttrieben aus gewissen primären Rindenzellen, die ungetheilt bleiben und oft eine gesetzmässige Stellung haben. Für eine ausführliche Beschreibung des Ursprungs dieser, als auch der Adventivzweige, welche in einer ähnlichen Lage bei verschiedenen Gattungen ent-

stehen, sind Geyler (1866), Pringsheim (1873), Magnus (1873) und Reinke (1891) zu vergleichen.

In Fällen, wo die Scheitelzelle bei *Halopteris* oder *Stypocaulon* zerstört wird, wächst die jüngste Segmentzelle zu einer neuen Scheitelzelle aus. Wo die jüngste Segmentzelle auch zerstört ist, können die secundären Segmente, oder die aus der nächstfolgenden Theilung entstandenen Hälften derselben, in ähnlicher Weise auswachsen. Geyler giebt an, dass (obwohl selten) die Bildung von 3—5 Adventivtrieben an ein und demselben secundären Glied[1]) möglich ist.

Allgemeine Beschreibung der Zellen und ihres Inhalts.

Wie schon früher erwähnt wurde, ist die Grösse der *Stypocaulon*-Zellen höchst verschieden in den verschiedenen Theilen der Pflanze. Dasselbe gilt von allen Sphacelariaceen, doch ist der Unterschied nicht so gross in manchen anderen Formen als in dieser Gattung. Die Scheitelzellen sind kurz cylindrisch im optischen Längsschnitt, unten gerade, und oben abgerundet. An kräftigen Hauptachsen schwanken sie zwischen 125 und 175 μ in der Breite und zwischen 175 und 450 μ in der Länge. Gleich nach einer Zelltheilung messen die jungen einkernigen Scheitelzellen nur 175—200 μ in der Länge, die alten langgestreckten zweikernigen Zellen jedoch, gerade vor dem Zerfall in die Tochterzellen, 200—450 μ.

Die verlängerten prismatischen Markzellen sind 150—300, gewöhnlich 200—275 μ lang, und in den älteren reifen Segmenten 25—60, meistens 30—50 μ im Durchmesser.

Die kurzprismatischen äusseren Rindenzellen sind noch kleiner, da sie in vielen Fällen nur 25—40 × 10—20 μ messen, und ihr Volumen sehr oft weniger als der tausendste Theil des Volumens der Scheitelzelle desselben Stammes ist. Es existirt auch eine ausgeprägte Arbeitstheilung zwischen den verschiedenen Zellen. Die grossen Scheitelzellen sind der eigentliche Sitz des Wachsthums; die jüngsten Segmente sind der Sitz der Kohlenstoffassimilation[2]) und der regen Kern- und Zelltheilung, d. h. der Gewebedifferenzirung. In älteren Theilen des Stammes, nachdem alles Wachsthum sowie

1) Geyler (1866, p. 494).

2) Besser Photosynthese genannt, wie Barnes in Botan. Gaz., Vol. 18, 1893, p. 409 es vorschlägt.

die Kern- und Zelltheilung aufhörten, existirt eine scharfe Scheidung in kleine, kurze, peripherische Rindenzellen, die Chlorophyll führen und photosynthetisch functioniren, und in lange beinahe farblose Markzellen, welche ein zusammenhängendes System von der Basis bis zum Scheitel des Stammes bilden und ganz zweifellos zur Leitung der organischen Nährstoffe, die durch die Rindenzellen erzeugt werden, nach oben dienen, nach den jüngsten Theilen der Pflanze, dem Sitze der Wachsthums- und Gewebedifferenzirung. Die Haare und Wurzelfilamente haben auch besondere Zellen für bestimmte Functionen. Die photosynthetische Function ist dabei in beiden sehr vermindert[1]).

Das Protoplasma.

Das Cytoplasma der Sphacelariaceen wird sehr deutlich von zwei Bestandtheilen gebildet, dem gewöhnlichen Cytoplasma oder Trophoplasma, welches eine hübsche Schaumstructur zeigt, und dem faserigen Kinoplasma, welches mit dem Pol oder den Polen des Kernes in Zusammenhang steht (Fig. 5, Taf. XV). In der Scheitelzelle und den primären Segmentzellen von *Stypocaulon* existirt auch eine scharfe Differenzirung des Trophoplasmas in einen peripherischen Theil, welcher eine grobe Schaumstructur besitzt, und einen centralen Theil mit einer viel feineren Schaumstructur (Fig. 1, 4 u. 5, Taf. XV). Die Grenzlinie zwischen diesem äusseren und inneren Plasma erscheint oft sehr scharf ausgeprägt und ist weiter auffallend durch die Erscheinung zahlreicher Körnchen, die oft die Waben des groben Schaumes an dessen innerer Grenze füllen (Fig. 1 u. 5, Taf. XV). Sie sind weniger zahlreich in den peripherischen Waben des feinen Schaumplasmas und sonst noch unregelmässig in der Zelle zerstreut (Fig. 5, Taf. XV).

Diese Specialisirung in der Structur, und vermuthlich auch in der Function des Trophoplasmas, kann auch in den Scheitelzellen von anderen Gattungen dieser Gruppe, sowie oft in Gewebezellen, z. B. in Markzellen von *Stypocaulon*, beobachtet werden. Sie ist aber in den kleinen Rindenzellen sehr undeutlich, falls sie nicht ganz

---

1) Die Chlorophyllkörner in den älteren Haarzellen sind scheinbar ganz aufgelöst. Die Function dieser Haare (die von den älteren Theilen der Pflanze abfallen) ist mir nicht klar. Sie sind vielleicht zum Schutz bestimmt.

fehlt. Wenn nur ein einziger Kern in der Scheitelzelle vorhanden ist, so liegt er ungefähr in der Mitte des feinen Schaumplasmas (Fig. 5, Taf. XV), wenn er sich aber theilt, so zieht sich der untere Tochterkern (im Fall einer Quertheilung der Zelle) immer näher und näher nach dem Rand des feinen Schaumplasmas hin und geht am Ende durch dasselbe, in das grobe Schaumplasma über, eine feine Spur des feinen Schaumplasmas hinterlassend (Fig. 8, Taf. XV). Diese Spur kann sehr unbedeutend sein und auch gänzlich verschwinden. Ungefähr um diese Zeit beginnt sich eine Schicht von feinem Schaumplasma zu bilden, wo später die Zellplatte angelegt wird, und erstreckt sich schliesslich von Wand zu Wand. Durch das Innere dieser Masse wird die Zellplatte gelegt, so wie das später geschildert werden soll. Auch in den primären und secundären Segmentzellen wird eine Masse feines Schaumplasma gebildet, wo die Zellplatte später entsteht.

Was die Bedeutung dieser eigenthümlichen Differenzirung des Trophoplasmas betrifft, so hat sie bis jetzt keine zufriedenstellende Erklärung gefunden. Doch bin ich überzeugt, dass sie nicht ein durch Wirkung der Fixirungsflüssigkeiten herbeigeführtes Artefact ist, da die mit Osmiumsäure ohne alle wahrnehmbare Schrumpfung oder Veränderung der Lage fixirten Präparate sie aufwiesen (Fig. 1, 4, 5, Taf. XV). Eine Fixirungsflüssigkeit wie Pikrinessigsäure, welche oft die ganze Masse des Protoplasmas zusammenzieht, hatte andererseits meistens das Verschwinden der feinen und groben Schaumstructur zur Folge.

Die hier zuvor erwähnten Körnchen wurden zuerst von Strasburger beschrieben und in seiner früheren Arbeit als Fettkörper bezeichnet.

Sie werden durch Fixirungsmittel, welche Osmiumsäure enthalten, geschwärzt und unlöslich gemacht; durch Pikrinessigsäure theilweise und durch länger anhaltende Wirkung von Chromsäure fast gänzlich aufgelöst.

Die Körnchen sind sehr klein, ei- oder kugelförmig, und haften den Wänden der Waben an oder sind in denselben eingebettet. In den Figuren in Taf. XV scheinen sie oft frei im Innern der Waben zu liegen, sind aber in Wirklichkeit an der oberen oder unteren Wand, die parallel mit der Fläche der Schnitte läuft, und deshalb nicht sichtbar ist, befestigt. Sie färben sich tief roth nach Flemming's Methode, so wie die Kernkörperchen.

In der Scheitelzelle sind sie in einer breiten Schicht in dem groben Schaumplasma im Anschluss an das feine Schaumplasma vertheilt. Diese Schicht umkreist die Zelle am oberen Ende, wo sie aber nur schmal ist und ihre Körnchen sehr dicht gedrängt liegen (Fig. 1 u. 5, Taf. XV). Es ist von Interesse, dass gerade in diesem oberen Theil der Zellperipherie die Zellwand am dünnsten ist, da eben dort das Flächen- und Dickenwachsthum der Wand am thätigsten erfolgt. Ueberhaupt sind beide Arten des Wachsthums beinahe gänzlich auf diese Region beschränkt. In dem unteren Theil der Scheitelzelle ist die Körnchenschicht breiter und nicht mehr peripherisch (Fig. 1 u. 4, Taf. XV). Sehr viele dieser Fettkörper werden mit dem unteren Kern in die Segmentzellen eingeführt (Fig. 5, Taf. XV). Dort sind sie dicht um den Kern gedrängt und weit von der Hautschicht entfernt, ausgenommen die Ebene in der die Zellplatte gebildet wird oder wo eine neu entstandene Querwand noch im Dickenwachsthum begriffen ist (Fig. 5, Taf. XV). In den in Theilung begriffenen Segmentzellen verlassen die Körner, wie Strasburger schon früher (1880) gezeigt hat, den Kern und häufen sich an derjenigen Schaumplasmamasse an, durch welche die Zellplatte gebildet wird. Sie erscheinen in viel kleinerer Zahl in den kleineren Zellen, aber immer in der Nähe des Kernes oder der Zellplatte. Bei Berücksichtigung der oben erwähnten Thatsachen scheint es nicht unwahrscheinlich, dass diese Körner in naher Beziehung (vielleicht als Reservenahrungsmittel) zum Wachsthum der Zellwand stehen.

In den obersten Zellen sind diese Körner so zahlreich, dass man die Kerne im lebenden Material kaum sehen kann und so vertheilt, wenigstens in den obersten Zellen, dass sie die Kerne und den grössten Theil, wenn nicht das ganze Kinoplasma, gegen zu starke Belichtung schützen. Wäre dieses nicht der Fall, so würden die Spitzen der Stengel und der Haupttriebe, die über die gewöhnliche Oberfläche der Büschel hinausragen, in dem sehr seichten Wasser, in dem die Pflanze sich oft befindet, vielleicht durch das allzu starke Sonnenlicht beschädigt werden[1]).

1) Das Protoplasma der Scheitelzelle und oft dasjenige der jüngsten Segmentzelle färbt sich viel dunkler als dasjenige der älteren Zellen. Dies war besonders auffallend im Material, welches mit Chromsäure oder mit Platinchlorid-Pikrinessigsäure (v. Rath, III) fixirt wurde. In einigen Fällen war das Protoplasma der obersten Zelle oder der obersten Zellen dunkel und leicht ohne Färbung sichtbar. Da diese Zellen die grössten Mengen von Fettkörperchen enthalten, (welche von den oben erwähnten

Das Kinoplasma ist ganz verschieden von dem umgebenden schaumartigen Trophoplasma, sowohl durch seine Structur, welche entschieden fibrös ist, als durch seine Vertheilung in der Zelle, ferner durch seine leichte Färbbarkeit und durch sein Verhalten während der Karyokinese, wie später erörtert werden wird. Die Fasern verbreiten sich gewöhnlich strahlenartig von bestimmten kleinen Punkten (Centrosomen) an den Polen der Kerne aus und erstrecken sich weit hinaus in das feine, schaumartige Plasma, in einigen Fällen sogar die Hautschicht erreichend (siehe Fig. 5, 4, 1, 11, Taf. XV). Dieses Kinoplasma ist in eben so grosser Quantität vorhanden und besitzt eben so deutliche Structur und regelmässige Anordnung während des Ruhezustandes als während der Karyokinese (Fig. 12, Taf. XVI). Es scheint zur Bildung der Spindel verwendet zu werden, wie später erläutert werden wird. Die Menge des Kinoplasmas in der Zelle variirt ziemlich so wie die Grösse der letzteren und steht augenscheinlich in naher Uebereinstimmung mit der Grösse des Kerns. Das Kinoplasma ist leicht sichtbar in all den grösseren Zellen der Pflanze und sogar in ziemlich kleinen Rindenzellen (Fig. 25, Taf. XVI), doch konnte ich es in den kleinsten der äusseren Rindenzellen alter Segmente nicht mit Sicherheit unterscheiden, obschon ich stark gefärbte schlanke Fäden, welche den Kern mit dem peripherischen Plasma verbinden, gesehen habe, die meiner Meinung nach das wenige Kinoplasma darstellen, welches in diesen Zellen vorkommt. Weitere Details über Structur und Function des Kinoplasmas werden weiter unten nach der Beschreibung der Karyokinesis folgen.

Die Kerne.

Es tritt immer nur ein Kern in einer Zelle auf; derselbe variirt, wie schon auf p. 304 gezeigt wurde, in seiner Grösse annähernd im Verhältniss zur Grösse der Zelle, die ihn enthält. Die kleinsten Kerne der Rindenzellen sind oft tausendmal kleiner, als der Kern der Scheitelzelle desselben Sprosses. In den ersteren erreichen sie oft nur 3—4 μ im Durchmesser, in der letzteren oft 30—40 μ und manchmal 35—45 μ im Durchmesser. Die Pflanzen bilden

Fixirungsmitteln mehr oder weniger vollständig gelöst werden), so liegt der Gedanke nahe, dass diese Erscheinungen im Zusammenhang stehen. Es kann sein, dass gewisse Zersetzungsproducte dieser Körnchen von dem umgebenden Cytoplasma absorbirt werden, wodurch die Färbungsfähigkeit desselben erhöht wird.

besonders günstige Gegenstände zum Studium der Frage der Correlation der Grösse der Kerne und Zellen. Die Gametangien von *Stypocaulon* werden in den Achseln der Zweige von einer Gruppe ziemlich kleiner Zellen getragen, die viel kleinere Kerne als die Scheitelzelle besitzen. In *Cladostephus* sind, wie Pringsheim (1873) zeigte, die Sporangien an adventiven Zweigen, die aus der äussersten Schicht der Rindenzellen alter Segmente entstehen, vertheilt. Der Unterschied in der Grösse zwischen der Scheitelzelle und den möglicherweise fruchtbaren Rindenzellen, so wie den Kernen dieser Zellen ist weniger gross als bei *Stypocaulon*; doch ist er immerhin beträchtlich. Nun ist es einleuchtend, dass solche kleine Zellen, die im Stande sind Eier oder Spermatozoiden zu bilden, Kerne enthalten müssen, die wenigstens qualitativ ebenso viele Träger von erblichen Eigenschaften enthalten müssen, als der viel grössere Kern der Scheitelzelle. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass die kleinsten Rindenzellen von *Stypocaulon* in ihren Kernen noch alle die Iden enthalten, obwohl, soweit bekannt, sie nicht fähig sind neue Bildungen zu erzeugen. Es ist beachtenswerth, dass diese kleineren Kerne der Gewebezellen sich stets so dunkel färben, dass sie beinahe undurchsichtig werden, während die grösseren Kerne der Zellen der Stammspitzen nur mässig gefärbt sind. Es ist weiter bemerkenswerth, dass die Aequatorialplatte den Durchmesser des Kernes bei der Theilung der Kerne von kleinen Zellen beinahe oder ganz einnimmt, während dies in grösseren Kernen nicht der Fall ist (Fig. 21 u. 27, Taf. XVI). Das Chromatingerüst erscheint verschieden, selbst bei gleicher Färbung der grossen und kleinen Kerne. In den ersteren besteht es aus schlanken Fäden mit weiten Zwischenräumen, in den letzteren aus einem dunkel gefärbten, dichten Netzwerk.

Bereits erwähnte und weiter unten bei der Beschreibung der Kerntheilung noch zu erwähnende Thatsachen führen uns zu der festen Ueberzeugung, dass die grossen Kerne der Scheitel- und jüngsten Segmentzellen von einer schwer zu färbenden, von Chromatin ganz verschiedenen Substanz, stark ausgedehnt sind. Solche Kerne können mit den von Born in den Ovarialeiern von Amphibien gefundenen, und den den Coniferenciern zukommenden, verglichen werden.

Dieses Verhalten des Chromatins steht im auffallenden Contrast zu demjenigen des Kinoplasmas und der Substanz des Kernkörperchens, deren Menge beinahe oder gänzlich sich nach der Grösse des Kernes

Das Kinoplasma ist ganz verschieden von dem umgebenden schaumartigen Trophoplasma, sowohl durch seine Structur, welche entschieden fibrös ist, als durch seine Vertheilung in der Zelle, ferner durch seine leichte Färbbarkeit und durch sein Verhalten während der Karyokinese, wie später erörtert werden wird. Die Fasern verbreiten sich gewöhnlich strahlenartig von bestimmten kleinen Punkten (Centrosomen) an den Polen der Kerne aus und erstrecken sich weit hinaus in das feine, schaumartige Plasma, in einigen Fällen sogar die Hautschicht erreichend (siehe Fig. 5, 4, 1, 11, Taf. XV). Dieses Kinoplasma ist in eben so grosser Quantität vorhanden und besitzt eben so deutliche Structur und regelmässige Anordnung während des Ruhezustandes als während der Karyokinese (Fig. 12, Taf. XVI). Es scheint zur Bildung der Spindel verwendet zu werden, wie später erläutert werden wird. Die Menge des Kinoplasmas in der Zelle variirt ziemlich so wie die Grösse der letzteren und steht augenscheinlich in naher Uebereinstimmung mit der Grösse des Kerns. Das Kinoplasma ist leicht sichtbar in all den grösseren Zellen der Pflanze und sogar in ziemlich kleinen Rindenzellen (Fig. 25, Taf. XVI), doch konnte ich es in den kleinsten der äusseren Rindenzellen alter Segmente nicht mit Sicherheit unterscheiden, obschon ich stark gefärbte schlanke Fäden, welche den Kern mit dem peripherischen Plasma verbinden, gesehen habe, die meiner Meinung nach das wenige Kinoplasma darstellen, welches in diesen Zellen vorkommt. Weitere Details über Structur und Function des Kinoplasmas werden weiter unten nach der Beschreibung der Karyokinesis folgen.

Die Kerne.

Es tritt immer nur ein Kern in einer Zelle auf; derselbe variirt, wie schon auf p. 304 gezeigt wurde, in seiner Grösse annähernd im Verhältniss zur Grösse der Zelle, die ihn enthält. Die kleinsten Kerne der Rindenzellen sind oft tausendmal kleiner, als der Kern der Scheitelzelle desselben Sprosses. In den ersteren erreichen sie oft nur 3—4 μ im Durchmesser, in der letzteren oft 30—40 μ und manchmal 35—45 μ im Durchmesser. Die Pflanzen bilden

Fixirungsmitteln mehr oder weniger vollständig gelöst werden), so liegt der Gedanke nahe, dass diese Erscheinungen im Zusammenhang stehen. Es kann sein, dass gewisse Zersetzungsproducte dieser Körnchen von dem umgebenden Cytoplasma absorbirt werden, wodurch die Färbungsfähigkeit desselben erhöht wird.

besonders günstige Gegenstände zum Studium der Frage der Correlation der Grösse der Kerne und Zellen. Die Gametangien von *Stypocaulon* werden in den Achseln der Zweige von einer Gruppe ziemlich kleiner Zellen getragen, die viel kleinere Kerne als die Scheitelzelle besitzen. In *Cladostephus* sind, wie Pringsheim (1873) zeigte, die Sporangien an adventiven Zweigen, die aus der äussersten Schicht der Rindenzellen alter Segmente entstehen, vertheilt. Der Unterschied in der Grösse zwischen der Scheitelzelle und den möglicherweise fruchtbaren Rindenzellen, so wie den Kernen dieser Zellen ist weniger gross als bei *Stypocaulon*; doch ist er immerhin beträchtlich. Nun ist es einleuchtend, dass solche kleine Zellen, die im Stande sind Eier oder Spermatozoiden zu bilden, Kerne enthalten müssen, die wenigstens qualitativ ebenso viele Träger von erblichen Eigenschaften enthalten müssen, als der viel grössere Kern der Scheitelzelle. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass die kleinsten Rindenzellen von *Stypocaulon* in ihren Kernen noch alle die Iden enthalten, obwohl, soweit bekannt, sie nicht fähig sind neue Bildungen zu erzeugen. Es ist beachtenswerth, dass diese kleineren Kerne der Gewebezellen sich stets so dunkel färben, dass sie beinahe undurchsichtig werden, während die grösseren Kerne der Zellen der Stammspitzen nur mässig gefärbt sind. Es ist weiter bemerkenswerth, dass die Aequatorialplatte den Durchmesser des Kernes bei der Theilung der Kerne von kleinen Zellen beinahe oder ganz einnimmt, während dies in grösseren Kernen nicht der Fall ist (Fig. 21 u. 27, Taf. XVI). Das Chromatingerüst erscheint verschieden, selbst bei gleicher Färbung der grossen und kleinen Kerne. In den ersteren besteht es aus schlanken Fäden mit weiten Zwischenräumen, in den letzteren aus einem dunkel gefärbten, dichten Netzwerk.

Bereits erwähnte und weiter unten bei der Beschreibung der Kerntheilung noch zu erwähnende Thatsachen führen uns zu der festen Ueberzeugung, dass die grossen Kerne der Scheitel- und jüngsten Segmentzellen von einer schwer zu färbenden, von Chromatin ganz verschiedenen Substanz, stark ausgedehnt sind. Solche Kerne können mit den von Born in den Ovarialeiern von Amphibien gefundenen, und den den Conifereneiern zukommenden, verglichen werden.

Dieses Verhalten des Chromatins steht im auffallenden Contrast zu demjenigen des Kinoplasmas und der Substanz des Kernkörperchens, deren Menge beinahe oder gänzlich sich nach der Grösse des Kernes

richtet. Es scheint demnach die Nothwendigkeit vorzuliegen, dass grosse Zellen auch grosse Kerne besitzen, obgleich dasselbe Chromatin in einem viel kleineren Kern enthalten sein könnte.

Chlorophyllkörner.

Die Chlorophyllkörner sind ziemlich kleine, abgeplattete, elliptische oder flach cylindrische, bräunliche Körper, die vielleicht in allen Zellen vorkommen. Sie sind am tiefsten gefärbt in den äusseren Rindenzellen alter Pflanzentheile, wo sie sich auch mehr abgeplattet zeigen. In den Markzellen sind sie sehr blass und mit Schwierigkeit zu erkennen, und scheinen in den älteren Haarzellen ganz und gar aufgelöst worden zu sein, obgleich sie in der Haarmutterzelle vorkommen. Sie werden oft in dem Trophoplasma um den Kern in den Scheitel- und den jüngeren Segmentzellen gefunden, wie in mehreren Figuren auf Taf. XV zu sehen ist; zahlreicher sind sie aber in der Peripherie dieser Zellen und in der peripherischen Schicht des Protoplasmas. Sie theilen sich durch Einschnürung in der Mitte, wie einige Figuren auf Taf. XV zeigen. In einigen Präparaten konnten zarte, mit der Flemming'schen Dreifärbungsmethode sich blau tingirende Fäden beobachtet werden, die die Chlorophyllkörner[1]) miteinander verbanden.

Vacuolen und anderer Zellinhalt.

Die Vacuolen bilden thatsächlich den Inhalt der Waben des Trophoplasmas und brauchen deshalb keine weitere Beschreibung. Ich hatte ausser den früher beschriebenen Organen in den gesunden Zellen keine anderen geformten Körper gefunden, aber manchmal waren die Scheitelzellen der in tiefem Wasser wachsenden Form von *Halopteris* von einer winzigen Chytridiacee, wahrscheinlich *Chytridium Sphacelariae* Magnus, angegriffen.

Die äusseren Wände der älteren Segmente sind oft beinahe vollständig mit Diatomeen bedeckt, die häufig die Erlangung von guten Schnitten verhindern. Diese Schwierigkeit lässt sich grössten-

---

1) Aehnliche Fäden, die die Chloroplasten miteinander verbanden, wurden in einer Species von *Bryopsis*, die ich bei Neapel gesammelt hatte, beobachtet.

theils überwinden, wenn nur die allerjüngsten noch nicht mit Diatomeen bedeckten Theile der Stämme und Zweigspitzen, wie auf p. 300 beschrieben, für Schnitte verwendet werden.

Karyokinesis.

Das erste Zeichen einer eintretenden Karyokinese ist die Theilung des der Kernwand anhaftenden tief gefärbten, winzigen Körnchens, oder der Körnchen, auf welche die kinoplasmatische Strahlung centrirt ist (Fig. 9, Taf. XV; Fig. 24, Taf. XVI). Dieses Körnchen oder dieses Paar von Körnchen ist auch, wie später gezeigt werden soll, wahrscheinlich Heidenhain's[1]) Centrosom resp. Mikrocentrum und möglicher Weise Boveri's[2]) Centriolen homolog, und es können, der Bequemlichkeit wegen, sowohl die einfachen wie die paarweise verbundenen Centrosomen so genannt werden. Die Theilung der büschelartigen kinoplasmatischen Strahlung findet gleichzeitig mit der Auseinanderweichung der Tochtercentrosomen statt (Fig. 9 u. 2, Taf. XV; Fig. 13 u. 14, Taf. XVI). Alles dieses geschieht, bevor die Zellplatte, welche das letzte Segment abschneiden soll, gebildet ist; nach Bildung dieser Zellplatte sind die Tochtercentrosomen bereits vollständig geschieden und haben ihre definitive Position an der Kernwand angenommen. Die Entfernung, die sie an der Kernoberfläche durchlaufen, in Winkeln ausgedrückt, variirt in den verschiedenen Theilungen. Dieser Winkel beträgt 180° bei der zweiten, von zwei aufeinander folgenden segmentbildenden Theilungen (Fig. 15, Taf. XVI) oder bei der Theilung eines primären Segmentes (Fig. 17, 21, Taf. XVI), dagegen nur ungefähr 135° bei der ersten segmentbildenden Theilung nach der Anlegung der Zweiginitialzelle [Fig. 19, Taf. XVI][3]). Wenn die beiden Büschel kinoplasmatischer Strah-

1) Martin Heidenhain, Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehung zum Kern- und Zellenprotoplasma. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 43, Heft 3, p. 423—758, Taf. 25—29. 1894.

2) Boveri, Ueber d. Verhalten d. Centrosomen etc. Verh. d. phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg, N. F., Bd. 29, No. 1, p. 66. 1895.

3) Der Einfachheit der Benennung wegen habe ich es von Vortheil gefunden, die verschiedenen Arten der Kerntheilungen, die in den Scheitelzellen von Stämmen und Zweigen vorkommen, mit Buchstaben zu benennen. Für die Theilung, welche die erste Zweigzelle abschneidet, brauchte ich das Zeichen *A*, und je nachdem der Zweig rechts oder links abgeschnitten ist, *Ar* resp. *Al*. Die nächstfolgende segmentbildende Theilung ist mit *B* bezeichnet, und kann wegen der unsymmetrischen Vertheilung des Kinoplasmas während der Prophasen der Karyokinesis füglich als Rechts-

lung 180° von einander entfernt sind, erscheint oft ein Büschel etwas grösser als der andere, dies ist immer derjenige, welcher von dem Schwesterkerne der vorhergehenden Theilung abgewendet ist (Fig. 15, 20, Taf. XVI). Dieser Unterschied ist nicht so auffallend in Fällen, die eine schräge Stellung der kinoplasmatischen Büschel zeigen.

Das zuvor feine Chromatingerüst wird währenddessen deutlicher und zugleich dicker (Fig. 11, Taf. XV; Fig. 13, Taf. XVI) und zeigt sich in kleine Körnchen von gleichförmiger Grösse differenzirt, die durch äusserst feine Lininfäden verbunden sind. Hierin wären die Figuren 19 u. 15, Taf. XVI zu vergleichen, welche aber etwas spätere Stadien zeigen.

Zu Beginn dieser Veränderungen in dem Chromatingerüst ist das Kernkörperchen beinahe homogen (Fig. 12, Taf. XVI), wird aber allmählich mehr und mehr vacuolisirt und scheint an Volumen zuzunehmen (Fig. 11, Taf. XV; Fig. 16, 13, 14, Taf. XVI).

Während diese Veränderungen vor sich gehen, werden die schwarzen Körper an den Polen, welche vorher hantelförmig waren, sehr dünn und in der Mitte stark gebogen (Fig. 7, oberer Pol, und Fig. 10, Taf. XV) und durch die gedrängten kinoplasmatischen Fäden verdeckt, die dann an den Polen die Kernwand durchsetzen und in die Kernhöhle hineindringen (Fig. 19 u. 15, Taf. XVI). Diese Fäden wachsen, sich zugleich seitlich etwas ausbreitend, gegen die Mitte des Kernes fort (Fig. 17, Taf. XVI). Etwa in diesem Stadium fangen die sich tief färbenden, winzigen Chromosomen an sich an den Enden dieser eintretenden Fasern zu sammeln (Fig. 18,

---

und Linkstheilung bezeichnet werden, *Br* resp. *Bl*. Diejenige Theilung, welche auf *Ar* folgt, wäre *Br*, auf *Al*, *Bl*. Die nächstfolgende segmentbildende Theilung kann mit *C* bezeichnet werden. Diese Theilung zeigte während der Prophasen eine symmetrische Anordnung aller Zellinhalte, da aber in den späteren Anaphasen, bevor die Zellplatte angelegt ist, das Kinoplasma der oberen Tochterzelle unsymmetrisch vertheilt erscheint, kann die Theilung als eine rechte oder linke bezeichnet werden, *Cr* resp. *Cl*; je nachdem sie einer *Br*- oder *Bl*-Theilung folgt. In einer normalen Stammscheitelzelle wäre die Folge *Ar, Br, Cr, Al, Bl, Cl, Ar*; die siebente Theilung ist also in jeder Hinsicht eine Wiederholung der ersten und die vierte ein Spiegelbild der ersten. In langsam wachsenden Haupttrieben und in Kurztrieben folgen gewöhnlich eine Anzahl segmentbildender Theilungen mit symmetrisch-vertheiltem Kinoplasma auf *C*, ehe wieder eine *A*-Theilung vorkommt. Die Formel wäre hier deshalb: *Ar, Br, C, D, E — Xr, Al, Bl, C, D, E — Xl, Ar*. Dieselben Buchstaben können auch zum Bezeichnen der Zelltheilungen (nicht der Zellen, die dadurch gebildet werden) und der Zellplatten, die den gleichnamigen Kerntheilungen folgen, dienen.

Taf. XVI). Es kann nun deutlich gesehen werden, dass nur ein sehr kleiner Theil des körnigen Kerninhalts Chromatin ist. Schon ehe die Chromosomen an den Enden der eintretenden Spindelfasern sich ansammeln, kann man bemerken, dass diese Fasern stumpf endigen, oft in einem Körnchen, dessen Durchmesser nur wenig grösser als derjenige des übrigen Filamentes ist; sie laufen also niemals in eine Spitze aus.

Unterdessen zeigt das Kernkörperchen Zeichen von Auflösung und rasch fortschreitender Zersetzung. Manchmal wird es nur kleiner und etwas unregelmässiger von Gestalt (Fig. 19 u. 15, Taf. XVI), zeigt oft einen hellen Hof von ungefähr der Grösse des ursprünglichen Kernkörperchens um den noch ungelösten centralen Theil (Fig. 15 u. 18, Taf. XVI). Wenn die Spindelfasern weiter einwärts dringen[1]), sieht man, dass die Chromosomen eine unregelmässige Anhäufung in der Mitte des Kernes bilden (Fig. 20, Taf. XVI). Die Büschel der Strahlungen an den Polen sind nun deutlich kleiner. Das Kernkörperchen ist mittlerweile verschwunden. — Das nächste Stadium ist das der Aequatorialplatte, wo die Chromosomen alle in einer Ebene angeordnet sind und dadurch die Basis der zwei Pyramiden von Spindelfasern bilden (Fig. 21, Taf. XVI). Man kann nun bemerken, dass nicht alle Fasern in der von Chromosomen gebildeten Platte endigen, sondern viele weit auseinander laufen und frei in der Kernhöhle abschliessen (Fig. 20, Taf. XVI). Endlich treffen einige dieser Fasern aufeinander und verschmelzen mit ähnlichen des anderen Pols (Fig. 21, Taf. XVI), während andere, die weiter divergiren, entweder frei endigen oder in gerader Richtung weiter wachsen, bis sie die Kernwand erreichen. Die Strahlungen, welche vorher so zahlreich in dem Protoplasma, welches die Pole umgiebt, ausgebildet waren, haben nun an dem einen Pol eine sehr starke Verminderung erfahren und scheinen an dem anderen oft gänzlich zu fehlen. Wie schon erwähnt, ist die Vertheilung des Kinoplasmas im Anfang der Karyokinese an den beiden Polen oft unsymmetrisch, und es scheint, dass der kleinere Büschel in der Bildung der entsprechenden Hälfte der Spindel sowie der Mantelfasern ganz verbraucht

1) Es ist wohl zu bemerken, dass die Figuren auf Taf. XVI nur einen kleinen Theil der studirten Stadien, welche den Eintritt der Spindelfasern zeigen, wiedergeben. Jedes Stadium war von mir oft beobachtet worden und das gleichzeitige Wachsthum der Spindelfasern, sowie die damit im Zusammenhang stehende Verminderung der Strahlungsbüschel ausserhalb des Kernes wurde über allen Zweifel bestätigt.

werde, während an dem anderen Pol von dem grösseren Büschel noch etwas übrig bleibt.

Die Chromosomen sind so klein und so zahlreich, dass ich sie bis jetzt nicht habe zählen können; ihre Zahl muss 20—40 betragen. Die ganze Kernhöhle ist ausserdem noch mit Körnchen, die ein sehr schwaches Tingirungsvermögen besitzen, gefüllt. Diese zahlreichen Körnchen machen das Erkennen des Chromatins und das Studium der Chromosomenbildung in den ersten Stadien der Spindelentwickelung sehr schwierig. Es schwebt mir der Gedanke vor, dass diese Körnchen vielleicht ein Niederschlag der Substanz oder der Substanzen sind, welche zum Aufschwellen des Kernes zu einer Grösse dienen, die über die zur Haltung des Chromatins nothwendigen Maasse hinausgeht (siehe p. 313). Dieser Niederschlag mag durch eine chemische Veränderung, welche mit der Lösung des Kernkörperchens, der Verdichtung des Chromatins oder dem Eintritt des Kinoplasmas verbunden ist, veranlasst sein.

In diesem Stadium tritt eine merkwürdige Veränderung in der Form des Kernes ein. Vorher mehr oder wenig verlängert und an den Polen etwas zugespitzt, wird es nun entschieden abgeplattet (Fig. 21, Taf. XVI), und in einigen Fällen beträgt der polare Durchmesser, der früher den äquatorialen um 1—3 Viertel übertraf, jetzt nicht einmal die Hälfte des äquatorialen. Die Veränderungen, welche die Gestalt in den Figuren 15 u. 20 oder 17 u. 21, Taf. XVI zeigt, mögen als die gewöhnlich vorkommenden angesehen werden. Die früheren spitzen Pole flachen sich nach und nach ab, bis sie geringe Vertiefungen bilden (Fig. 21, 27 u. 28, Taf. XVI). Man kann sich kaum der Ansicht verschliessen, dass diese grosse Veränderung der Gestalt durch eine Zusammenziehung der Spindelfasern, vielleicht zum Zwecke, das Auseinanderziehen der beiden Hälften jedes Chromosoms zu bewirken, verursacht wird. Während des nächsten Stadiums, des Dyasters, rücken die zwei beinahe ebenen Platten der halbirten Chromosomen auseinander, lediglich durch einige feine, gerade Fäden miteinander verbunden[1]). In dem Grade wie das Auseinanderweichen der Chromosomplatten vor sich geht, scheinen die Büschel der kinoplasmatischen Strahlung an den Polen des Kerns sich zu vergrössern (Fig. 27, Taf. XVI). Wenn

---

1) Sie stellen wahrscheinlich dieselbe Sorte Fasern vor, die bei *Spirogyra* von Strasburger Verbindungsfäden genannt wurden. Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreich. Histol. Beiträge, Heft I, p. 16, Taf. I, Fig. 19—21.

wir uns die Thatsachen vergegenwärtigen, dass die Abnahme in der Grösse dieser Büschel pari passu mit dem Wachsthum der Spindelfasern in dem Kerninnern vor sich geht, und umgekehrt, dass das Wachsthum dieser Büschel beginnt, wenn die Zugfasern sich verkürzen, ist es uns schwierig den Schluss zu vermeiden, dass sie beide aus ein und derselben Substanz bestehen, nämlich dem Kinoplasma. Wenn die Chromosomplatten weiter gegen die Pole fortrücken, ziehen sie sich etwas zusammen, bis die einzelnen Chromosomen beinahe oder vollständig einander berühren. Die Platten sind alsdann sehr nahe an den Polen der noch intacten Kernwand angelangt und werden durch einen stumpfen Kegel von dicht gedrängten Spindelfasern mit derselben verbunden. Endlich verschwindet die alte Kernwand und zu gleicher Zeit verschmelzen die Chromosomen miteinander und bilden, mit einer dünnen Wand sich einhüllend, die Tochterkerne. Dieser eben geschilderte Vorgang scheint sich sehr rasch zu vollziehen, denn man findet dieses Stadium auf den Präparaten nur selten, im Vergleich mit anderen Stadien. Ein ungewöhnlich lehrreiches Präparat dieses Stadiums ist auf Fig. 22, Taf. XVI abgebildet, wo die alte Kernwand nur theilweise verschwunden ist. Die spitzen Tochterkerne, welche aus beinahe noch festem Chromatin zu bestehen scheinen, sind schon mit Wänden versehen. Ein etwas späteres Stadium zeigt Fig. 1, Taf. XV, wo die Tochterkerne etwas auseinander gezogen sind und in einer sehr eigenthümlichen Weise anfangen aufzuschwellen. Das Chromatin bleibt an dem spitzen Ende der Kerne angesammelt, das breite äusserste Ende fängt an zu schwellen und ist mit fast farblosem Kernsaft gefüllt. Fäden von chromatischer Substanz schmiegen sich gewissen Strecken der Wand an, wodurch das Wachsthum dieser Wandtheile eingeschränkt wird, was wieder zur Folge hat, dass der Kern sich dort einschnürt und gelappt erscheint (Fig. 26, Taf. XVI). Farmer[1]) berichtet, dass jeder der auseinander weichenden Tochterkerne „crenate projections on the flattened side turned toward its sister nucleus“ zeigte. Während die Tochterkerne an Grösse zunehmen, wird ihre Gestalt regelmässig, spitz eiförmig oder elliptisch und das Chromatin gleichmässiger vertheilt. In diesem Stadium treten die Kernkörperchen zuerst gewöhnlich an verschiedenen Stellen, wo das

---

1) J. Bretland Farmer, On Fertilization and the Segmentation of the Spore in *Fucus*. Annals of Botany, Vol. 10, No. 39, p. 479—487, Sept. 1896, auch Proceedings of the Royal Society, Vol. LX, No. 361, p. 188, 1896.

Chromatingerüst dick und umgebogen ist, auf (Fig. 23, Taf. XVI). Sie sind Anfangs von unregelmässiger Form, färben sich aber mit der Flemming'schen Dreifarben-Methode immer schön roth, im Gegensatz zu dem cyanophilen Chromatingerüst. Sie nehmen an Grösse zu, erhalten unregelmässige Gestalt und verschmelzen endlich zu einem einzigen grossen, runden, centralen Körper (Fig. 4, Taf. XV), welcher nur wenig vacuolisirt erscheint (Fig. 12, Taf. XVI).

Der Raum zwischen den Tochterkernen ist, gleich nachdem die alte Kernwand verschwindet, von zahlreichen Fasern durchsetzt und mehr oder weniger körnig, wie der Inhalt des alten Kernes (Fig. 1, Taf. XV; Fig. 22, Taf. XVI). Wenn die Kerne auseinander gehen, werden die Verbindungsfäden weniger zahlreich, und der frühere mit kleinen Körnchen erfüllte Raum wird jetzt vom Schaumplasma eingenommen, welches von den Seiten eindringt (Fig. 1 u. 4, Taf. XV). Zur Zeit, wenn die Tochterkerne völlig entwickelt sind und die Zelle sich zu theilen anfängt, sind nur noch äusserst wenige Verbindungsfäden vorhanden. Ehe das eintritt, findet die Theilung der Centrosomen und des Kinoplasmas für die nächstfolgende Kerntheilung, wenigstens in der Scheitelzelle, statt. Es ist klar, dass die oben beschriebenen Erscheinungen der Karyokinese nicht wenig von denen abweichen, welche in der Kerntheilung höherer Thiere und Pflanzen uns entgegentreten. Die Anwesenheit der kinoplasmatischen Strahlung während des ganzen Ruhestadiums, das Intactbleiben der alten Kernwand, die Structur der Spindel und die Methode ihrer Bildung unterscheiden sie von den Karyokinesen, die gewöhnlich bei den Metazoen vorkommen, andererseits weichen sie durch die Anwesenheit von Centrosomen und die Dauerhaftigkeit der Kernwand von den durch Mottier und Osterhout studirten[1]) Metaphyten, selbst den Equiseten ab. Die grössten Aehnlichkeiten haben sie mit der Karyokinese von *Spirogyra*, nach der Beschreibung der letzteren durch Strasburger[2]), von *Euglypha*, einem Süsswasser-Rhizopod, das von Schewiakoff studirt wurde[3]), von *Valonia* nach

1) Vergl. die Arbeiten dieser in diesen Studien.

2) Ed. Strasburger, Die Kern- und Zelltheilung bei *Spirogyra polytaeniata* n. sp. Histol. Beiträge, Heft 1: Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche, nebst einem Anhang über Befruchtung, p. 3—26, 250—253, Taf. I.

3) Vladimir Schewiakoff, Ueber die karyokinetische Kerntheilung der *Euglypha alveolata*. Morphologisches Jahrbuch, herausgegeben von C. Gegenbaur, Bd. 13, Heft 2, p. 193—258, Taf. VI u. VII. 1887.

Fairchild[1]), von Pezizen und Erysipheen nach Harper[2]). — In der Erhaltung der Kernwand bis zu einem späteren Stadium der Karyokinese zeigen die Sphacelariaceen eine Aehnlichkeit mit verschiedenen Gruppen der niederen Organismen. Die nächste Uebereinstimmung ist mit den Ascomyceten, wie sie von Harper[3]) beschrieben worden sind, gegeben, wo die Kernwand, mit geringer Veränderung der Form, bis nach der Bildung der Tochterkerne und deren beginnendem Auseinanderweichen erhalten bleibt.

Für *Cystopus* berichtet Wager[4]) über das Erhaltenbleiben der Kernwand bis nach der Bildung der Aequatorialplatte; es gelang ihm aber nicht, sie in einem späteren Stadium zu finden. In *C. candidus* fand ich die Kernmembran in späteren Dyasterstadien noch vor, und es kann sein, dass sie bis zur Neubildung der Tochterkerne erhalten bleibt. Für *Fucus* berichtet Farmer[5]), dass die Kernwand noch spät in der Karyokinese zu sehen ist und er sagt weiter: „and it is possible that no complete mingling of the cytoplasm with the contents of the nucleus takes place here". Da *Fucus* eine braune Alge und vermuthlich mit den Sphacelariaceen verwandt ist, so ist es möglich, dass hier ein Fall von Homologie und nicht nur von Analogie vorliegt.

Bei *Spirogyra* scheint es, als ob die Kernwand nicht so lange erhalten bliebe als bei den Sphacelariaceen. Bei *S. polytaeniata*, einer plattkernigen Art, berichtet Strasburger[6]) über das Verschwinden der Kernwand am Schluss des Monasterstadiums, ehe das Auseinanderrücken der Tochterchromosomenplatten anfängt. In einer Species mit kugelförmigen Kernen, die in den Kerntheilungsvorgängen Aehnlichkeit mit *S. nitida* hat, beschreibt Flemming[7])

1) D. G. Fairchild, Ein Beitrag zur Kenntniss der Kerntheilung bei *Valonia utricularis*. Berichte d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. 12, Heft 9, p. 331—338, Taf. XXI. 1894.

2) R. A. Harper, Beitrag zur Kenntniss der Kerntheilung und Sporenbildung im Ascus. Berichte d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. 13, Generalvers.-Heft, p. (67 bis 78), Taf. XXVII, 1895; vergl. auch seine Abhandlung in diesen Studien.

3) Harper, l. c.

4) Harold Wager, On the Structure and Reproduction of *Cystopus candidus* Lév. Annals of Botany, Vol. 10, No. 39, Sept. 1896, p. 295—342, Pl. 15 u. 16; siehe p. 326, Pl. 16, F. 28, 1—5.

5) Farmer, l. c., p. 482.

6) Strasburger, Histol. Beiträge, I, p. l. c., p. 11, Taf. I, Fig. 15—18a. 1888.

7) W. Flemming, Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung, p. 321, Fig. *U* u. *V*. Leipzig 1882.

und bildet die Kernmembran als deutlich sichtbar, undeutlich nur an den Polen, zu Anfang des Dyasterstadiums[1]) ab. Tangl[2]) glaubt, nach dem Studium einer unbestimmten rundkernigen Art von *Spirogyra*, dass der eigenthümliche Cytoplasmamantel[3]), welcher die Tochterkerne bis zu ihrem völligen Auseinanderrücken und bis zur Fertigstellung der Zellplatte umschliesst, in Wirklichkeit aus der vergrösserten Kernmembran, die in der Mitte durch die vergrösserte Wand des Kernkörperchens verstärkt werden soll, entstanden sei. In *Euglypha*[4]) nach Schewiakoff und *Valonia*[5]) nach Fairchild bleibt die Kernwand während der ganzen Karyokinese erhalten und schnürt sich in zwei Hälften durch, welche die Wände der Tochterkerne bilden.

Die Spindel der Sphacelariaceen unterscheidet sich von den Spindeln aller früher untersuchten Organismen durch die Structur und durch die höchst merkwürdige Art ihrer Bildung. Wie schon erwähnt, besteht die Spindel aus zwei Kegeln von Zugfasern, die durch die Chromosomen verbunden sind, aus mehr oder weniger vielen Stützfäden, die zweifellos zwei in der Mitte verschmolzenen Hälften ihre Entstehung verdanken, und aus einigen Fäden, die weit auseinander laufen und frei in der Kernhöhle endigen. Alle diese Fibrillen werden durch Hineinwachsen in die Kernhöhlung von zwei annähernd entgegengesetzten Polen ausgebildet. Es ist fraglich, ob eine centrale Spindel, wie wir sie z. B. beim Salamander[6]) finden, existirt. Sie könnte nur, falls vorhanden, aus den Fibrillen entstehen, die an der Aussenseite der Kernwand, entlang der Bahn, welcher die auseinander gehenden Centrosomen folgen, sich befinden. Es scheint sicher, dass in vielen Fällen mehr Kinoplasmafibrillen hier als an der gegenüber liegenden Wand vorhanden sind (Fig. 14 u. 19, Taf. XVI). Diese Fasern nehmen an der Bildung der Spindel keinen Antheil, können aber möglicher Weise mit ihrem kinoplasmatischen Strahlenbüschel zur Trennung

---

1) Flemming, l. c., p. 319, Fig. *U*, 7.

2) Ed. Tangl, Ueber die Theilung der Kerne in *Spirogyra*-Zellen. Sitzungsberichte der math.-naturw. Klasse d. Kais. Akad. d. Wiss., Bd. 85, I. Abth., p. 268 bis 291, Taf. I u. II; p. 280, Taf. I, Fig. 18 u. 19. 1882.

3) So beschrieben von Strasburger, Histol. Beitr. I.

4) Schewiakoff, l. c.

5) Fairchild, l. c.

6) Hermann, Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 37.

der Tochtercentrosomen dienen. In dieser Hinsicht sind sie der Spindel von *Ascaris* ähnlich, bei welcher, nach Boveri[1]), auch die Karyokinese ohne eine centrale Spindel stattfindet. Boveri schreibt: „Die Spindel besteht demnach aus zwei völlig getrennten kegelförmigen Hälften, die nur durch die chromatischen Elemente miteinander verbunden sind.“ Bei *Ascaris* setzen aber „alle Fädchen des einen Kegels sich ausschliesslich an die eine dieser beiden Seiten [der Chromosomen] an, alle der anderen ebenso ausschliesslich an die andere“[2]), während in *Stypocaulon*, wie wir gesehen haben, viele Fädchen, die von entgegengesetzten Polen kommen, in der Mitte zusammentreffen und einander kreuzen, ohne an den Chromosomen befestigt zu sein, während andere frei endigen (Fig. 21, Taf. XVI). — Weiter sollen die Verbindungsfäden, welche die auseinander rückenden Tochterchromosomenplatten miteinander verbinden, bei *Ascaris* durch die achromatischen mittleren Lamellen der bandartigen Chromosomen gebildet werden[3]). Für *Stypocaulon* kann letzteres nicht zutreffen, weil die Chromosomen so äusserst klein sind, dass es schwer begreiflich wäre, wie eine dünne Lamelle die nicht unbedeutende Menge Substanz, die zur Herstellung der Verbindungsfäden nothwendig ist, liefern sollte (Fig. 27, Taf. XVI). Es ist wahrscheinlicher, dass letztere durch Verschmelzung der Enden von zwei Zugfäden, die sich nicht wie die meisten anderen an den Centrosomen angeheftet haben, gebildet werden. Die Thatsache, dass die Verbindungsfäden augenscheinlich weniger zahlreich sind als die Zugfasern, scheint mir diese Ansicht zu unterstützen, siehe Fig. 27, Taf. XVI. — Die Figuren, welche Schewiakoff l. c. giebt, Fig. 6, Taf. VI; Fig. 9, Taf. VII; Fig. 7, Taf. VII; Fig. 10—13, Taf. VII, sind den meinigen auf Fig. 19, 15, 17, 18, 20, 21, Taf. XVI auffallend ähnlich. Er glaubt aber nicht, dass die Spindelfasern von Aussen in den Kern eintreten, da er „vor allen Dingen weder an lebenden, noch an isolirten und fixirten Kernen in der Tiefe der Delle etwas von Poren sehen konnte, durch welche die Fädchen in den Kern eindringen müssten“[4])

1) Th. Boveri, Zellenstudien. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft, Bd. 22, Heft 3 u. 4, p. 685—882, Taf. XIX—XXIII. 1888.

2) Boveri, Zellenstudien, l. c., p. 770.

3) Boveri (Zellenstudien, l. c., p. 810) sagt: „Ich bin vielmehr mit Van Beneden der Meinung, dass die in Rede stehenden Structuren von den chromatischen Elementen abgeleitet und als gedehnte Verbindungsbrücken zwischen je zwei Schwesterfäden betrachtet werden müssen.“

4) Schewiakoff, l. c., p. 227.

und glaubt, dass die Spindel im Innern des Kernes aus der achromatischen Substanz, die er enthält, und möglicher Weise zum Theil aus gelöster achromatischer Substanz, welche von Aussen in den Kern eintritt, entstehe. Ich selbst habe keine Poren in der Polregion der Kerne von *Stypocaulon*, durch welche die Fäden eintreten könnten, gesehen, doch lege ich kein grosses Gewicht auf diesen Umstand, da[1]) der Durchmesser der Fäden demjenigen der Poren gleichen kann, ihr Lichtbrechungsvermögen andererseits mit demjenigen der Kernwand beinahe übereinstimmt. Die Thatsache, dass bei diesen Algen die kinoplasmatischen Strahlenbüschel sich an der äusseren Seite des Kernes gleichzeitig mit dem Wachsthum der eintretenden Spindelfasern vermindern, bringt den stärksten Beweis für die Annahme, dass beide Bildungen wirklich im Zusammenhang durch die Kernwand stehen. In den früheren Stadien der Karyokinese sowohl als auch in der Tochterkernbildung unterscheidet sich *Euglypha* sehr von *Stypocaulon*. Strasburger[2]) hat die besten bisher veröffentlichten Beweise für den Eintritt der Spindelfasern von Aussen gebracht. Er sagt von den plattkernigen *Spirogyra polytaeniata:* „Das ganze Bild zwingt dem Beobachter die Ueberzeugung auf, dass die ausserhalb des Zellkernes befindlichen Spindelfasern durch die Kernwandung hindurch in die Kernhöhle eingedrungen sind, um sich dort um die relativ sehr kurzen, zur Erreichung der Kernplatte fehlenden Stücke zu ergänzen“, und weiter von *S. nitida:* „In polarer Ansicht ist festzustellen, dass während dieses Vorgangs [des Erscheinens der Fasern in der Kernhöhle] die Kernwandung an den entsprechenden Stellen von den Plasmafäden durchsetzt, wie siebförmig punktirt erscheint.“ Die verschiedenen Stadien des Eintritts der Fasern hat Strasburger aber weder beschrieben noch abgebildet, obgleich in seiner Fig. 16 mehr Fäden dargestellt sind als in Fig. 15.

---

1) Strasburger (1892, p. 55) schreibt: „Erst nach dem Schwinden der Kernwandung an den Polen wird das grosse Kernkörperchen im Zellkern gelöst“; auf Taf. III, Fig. 5 zeichnet er einen Kern in einem früheren Stadium der Prophase mit Oeffnungen in der Kernwand, den Polen gegenüber. Es war mir unmöglich, derartige Erscheinungen zu bemerken, wie später ausführlicher unter Centrosomen erklärt werden wird, und ich möchte glauben, dass das Trophoplasma in dem Präparate, das Strasburger abgebildet hat, allein deutlich gefärbt war, dass es deshalb nicht möglich war, die Kernwand zu sehen, wo sie an das Kinoplasma grenzt.

2) Strasburger, Histol. Beiträge I, p. 10—14, Taf. I, Fig. 9—16.

Was die Function der Kernkörperchen betrifft, so bin ich bis jetzt nicht zu einer bestimmten Ansicht gekommen. Die Vacuolisirung des Kernkörperchens geht Hand in Hand mit dem Körnigwerden des Kerninhaltes und der Trennung der zwei Centrosomen mit ihren anhaftenden Strahlenbüscheln, auch findet wahrscheinlich die Differenzirung der Chromosomen zu dieser Zeit statt. Die schnelle und vollständige Auflösung der übrigen Substanz des stark vacuolisirten Kernkörperchens findet statt, wenn die Spindelfasern an den Polen einzutreten beginnen (Fig. 19, 15, 17, 20, Taf. XVI). Beim ersten Anblick dieser letzteren Erscheinung scheint die Ansicht Strasburger's[1]), dass bei der Spindelbildung in der Pollenmutterzelle von *Larix* die Substanz des Kernkörperchens in Kinoplasma umgewandelt wird, um dann zur Bildung der Spindelfasern benutzt zu werden, sich zu bestätigen. Ich konnte jedoch durch meine Untersuchungen für diese Theorie keinen wirklich directen Beweis finden, und mit Rücksicht auf die bereits zuvor geschilderten Vorgänge der Spindelbildung scheint es mir fraglich, ob eine derartige directe Umwandlung der Substanz des Kernkörperchens in Kinoplasma hier stattfindet. Die kürzlich ausgesprochene Ansicht von Haecker[2]), dass die Lösung des Kernkörperchens durch Veränderungen in der chemischen Beschaffenheit der es umgebenden Flüssigkeiten während der Karyokinese bewirkt wird, verdient auch Berücksichtigung. Bei *Stypocaulon* ist es gewiss schwierig, eine plausibele genetische Verbindung zwischen dem sich lösenden Kernkörperchen und irgend welchen anderen Organen der Zelle zu finden; andererseits zögere ich, Haecker's Anschauung zu folgen, dass der Nucleolus ein Excretkörper sei. Könnte er nicht eher einen speciellen Vorrath organischer Nahrung zur Erhaltung des Kinoplasmas während der Karyokinese vorstellen?

In einigen Fällen hatten sich die Chromosomen deutlich nach den Enden der eintretenden Spindelfasern bewegt, während diese noch kurz waren und sich weit von der Aequatorialplatte befanden (Fig. 18, Taf. XVI). Diese Thatsache stimmt mit der gegebenen Beschreibung von Farmer[3]) für *Fucus*, wo in den Prophasen die „chromatic elements are chiefly grouped near each pole", überein. Die Chromosomen scheinen von den wachsenden Spindel-

1) Strasburger, Histol. Beiträge I, l. c., p. 10 u. 14.

2) Strasburger, Karyokinetische Probleme. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXVIII, 1895.

3) Farmer, On Fertilization etc. of *Fucus*, l. c., p. 481.

fasern mitgenommen zu werden, bis sie in der Aequatorialplatte in eine winzige Schicht zusammengedrängt sind (Fig. 18, 20, 21, Taf. XVI).

Die Centrosomen.

Strasburger hat in seiner letzten Arbeit über diese Algen (1892) die Aufmerksamkeit auf die Gegenwart von sich tief färbenden Körperchen gelenkt, welche von einer mehr oder weniger scharf begrenzten, farblosen Hülle umgeben sind und in der Mitte der convergirenden Fäden des Kinoplasmas liegen. Er bezeichnete diese Körper als Centrosomen. Ich hoffte, dass meine Untersuchungen, da sie an Mikrotomschnitten und mit Hilfe verschiedener Fixirungs- und Tingirungsmittel, welche zum Studium dieser Centralkörper in thierischen Zellen seitdem am meisten gebraucht werden, ausgeführt wurden, weiteres Licht auf die Structur und auf die Homologien dieser Körper werfen würden. Zuerst wollte es mir nicht gelingen in meinen Präparaten Bilder zu finden, die auch nur entfernt mit den vermuthlichen Centrosomen, welche **Strasburger** (1892) und **Humphrey** (1894) abgebildet haben, übereinstimmten, und mein Skepticismus nahm zu in Folge der Thatsache, dass die schön centrirten kinoplasmatischen Strahlungen keinen Raum für einen hellen Hof von irgendwie merklicher Grösse liessen, auch in Folge des weiteren Umstandes, dass die schwarzen Körnchen, die dann und wann an den Stellen, wo diese kinoplasmatischen Fäden zusammentreffen, zu sehen waren, augenscheinlich oft unregelmässige Gestalt und wechselnde Zahl zeigten. Bei dem weiteren Studium gut gefärbter Präparate kam ich jedoch zu der Ueberzeugung, dass diese sich tief färbenden Körnchen sehr regelmässig in gut fixirtem, nicht zu tief gefärbtem Material vorkommen, und in einigen Präparaten fand ich selbst dort, wo die zwei Büschel sehr nahe zusammenstehen und wahrscheinlich unmittelbar vorher durch Theilung entstanden waren, an der Basis jedes Büschels, wo derselbe die Kernwand berührte, ein oder mehrere sich schwarz färbende Körperchen. Dann, nachdem ich mich von dem constanten Vorkommen dieser dunklen Pünktchen überzeugt hatte, schien es mir nicht unwahrscheinlich, dass sie nur an der Stelle vorkommen, wo die zahlreichen plasmatischen Fäden an der Kernwand zusammentreffen, wodurch die Stelle etwas dichter werde und folglich die Fähigkeit gewinne, die Farbstoffe, nachdem sie aus den dünneren

Strahlungen ausgewaschen waren, länger festzuhalten. Indessen wurden in Material, welches in Chromsäure gesammelt und meistentheils gut fixirt war, einige Zellen beobachtet, in denen das Kinoplasma gänzlich aufgelöst war, alle Spuren der strahlenden Structur verloren waren und nur eine unbestimmte körnige Masse dessen Platz einnahm. In solchen Zellen waren die Körnchen trotzdem augenscheinlich gut fixirt und das Trophoplasma zeigte sich fast normal erhalten. Die tief gefärbten Körnchen waren ebenso sichtbar wie vorher, und in der gewohnten Stellung in Beziehung zu dem nun aufgelösten Kinoplasma (Fig. 16, Taf. XVI). Wenn die Körnchen aus derselben Substanz wie die Strahlen bestehen, wäre es schwer zu verstehen, warum sie dem Einfluss, der die Zersetzung des Kinoplasmas verursachte, nicht mit unterliegen. Da sich mir nun die Ansicht von der Beständigkeit und auch der Wichtigkeit dieser Körperchen aufdrängte, stellte ich viele Präparate her, die sorgfältig studirt wurden, um zu sehen, ob, wie es zuerst mir schien, die Zahl dieser Körnchen unbestimmt sei. Es wurde mir klar, dass die vermuthete Veränderlichkeit in der Grösse, Gestalt und Zahl, auf die eigenthümliche Gestalt und Stellung dieser Körperchen und auf ihre Veränderung während der Karyokinese zurückzuführen ist. Die in Frage stehenden Körperchen, die wir in dem Focus der Strahlungsbüschel finden, sind niemals einfache runde Körnchen, sondern stets mehr oder weniger längliche, gewöhnlich keulen-, garben- oder hantelförmige Gebilde; in den letzteren beiden Fällen ist das eine Ende etwas grösser als das andere (Fig. 2, 7, 9, 10, Taf. XV). Ein weiterer leicht irreführender Umstand ist, dass, wo zwei dieser länglichen Körperchen in den Prophasen der Karyokinese vorkommen, sie augenscheinlich nie parallel zu einander angeordnet sind, und dass der verschiedenartige Winkel, den sie miteinander bilden, grossen Schwankungen unterworfen ist und gewöhnlich nicht in einer symmetrischen Ebene der Zelle oder des Kernes liegt. Je nach der Stellung dieses Körperchens (oder dieser Körperchen) mit Bezug auf die Ebene des Schnittes, erschien es als ein einfaches kugelförmiges Körnchen, wenn von einem Ende betrachtet, als stäbchen-, garben- oder hantelförmiges Gebilde, wenn von der Seite oder in Zwischenformen, wenn in mehr oder weniger schräger Stellung gesehen. Die Körperchen variiren in Grösse und Gestalt, ja nach dem Alter des Kernes und dem Stadium der Karyokinese. Sogar die allerjüngsten Tochterkerne sind scharf zugespitzt, und an ihrer Spitze ist der Büschel von kinoplasmatischer

Strahlung befestigt (Fig. 22 u. 26, Taf. XVI); ja sogar die völlig erwachsenen Tochterkerne erscheinen zugespitzt (Fig. 12, Taf. XVI). Ein Centrosom kann oft an dem spitzen Pol des Tochterkerns beobachtet werden, in dem nächstfolgenden (zweipoligen) Stadium der Karyokinese aber sind die Centrosomen am leichtesten zu sehen. Ihre Theilung muss sehr rasch vor sich gehen, denn selten wurden nahe aneinander liegende Tochtercentrosomen gesehen (Fig. 24, Taf. XVI); hingegen konnte man sie öfters beobachten, bevor sie völlig auseinander gewichen waren (Fig. 16, 14 u. 13, Taf. XVI). Die Centrosomen, die in Fig. 9, Taf. XV (Fig. 24, Taf. XVI) abgebildet sind und die sogleich nach ihrer Theilung fixirt wurden, zeigen, dass sie sehr lang, schlank und am Ende kaum angeschwollen sind[1]). Dagegen weisen die in Fig. 2, Taf. XV abgebildeten sehr deutlich die Hantelform auf und sind auch viel dicker als gleich nach der Theilung. Gewöhnlich ist das eine angeschwollene Ende, wie bereits bemerkt wurde, grösser als das andere, was mit der Angabe Heidenhain's[2]), die sich auf die Leucocyten des Kaninchens bezieht: „Die zu einander gehörigen Centralkörper sind der Regel nach ungleich gross, und sie sind es schon in dem Momente ihrer Entstehung"[3]), und mit den Verhältnissen, welche einige von Flemming's Figuren für die Leucocyten des Salamanders zeigen, übereinstimmt[4]). Wenn die sich trennenden Tochtercentrosomen die Pole erreichen, fangen sie an sich zu verlängern, werden dünner und gewöhnlich etwas gekrümmt[5]) (Fig. 7, Taf. XV, oberer Pol, und Fig. 10). Manchmal können sie zwischen den Fasern an den Polen während der Spindelbildung beobachtet werden (Fig. 17, Taf. XVI) (?), aber

---

1) Der Gedanke kommt mir, dass vielleicht die Stäbchen-, Keulen- oder Hantelform des Centrosoms den Anfang seiner Theilung für die nächstfolgende Karyokinese darstellt. Die oft beobachtete Ungleichheit in der Grösse der beiden Enden spricht aber nicht zu Gunsten dieser Ansicht, es ist aber nicht unmöglich, dass sie in Correlation mit der vorher besprochenen, oft vorkommenden Ungleichheit in der Masse des Kinoplasmas an den zwei Polen steht.

2) M. Heidenhain, Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehung zum Kern- und Zellenprotoplasma. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 43, Heft 3, p. 423—758, Taf. XXV—XXXI. 1894.

3) Heidenhain, l. c., p. 477.

4) Flemming, Ueber Theil. u. Kernform bei Leucocyten und über deren Attractionssphären. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 37. 1891.

5) Diese bedeutende Verlängerung und Krümmung der Centrosomen an den Polen, ehe die Spindelbildung anfängt, mag möglicher Weise eine Anpassung sein, um den Eintritt der kinoplasmatischen Fasern zu erleichtern.

gewöhnlich lassen sie sich dort wegen des gedrängten Zustandes der Fasern, und weil sie sich etwas tiefer färben als wie in den anderen Stadien, nicht mit Sicherheit unterscheiden. Dieselben Ursachen machen es schwierig, die Centrosomen zu erkennen während der Monaster- und Dyasterstadien, obschon ich dann und wann während dieser Stadien etwas sah, was Centrosomen zu sein schienen. Es ist aber nicht wahrscheinlich, dass sie in irgend einem Stadium fehlen, da die kinoplasmatischen Strahlungen und Spindelfasern immer in einem Punkte zusammentreffen, aber in Folge ihrer grossen Tingirbarkeit ist das Sehen so winziger Körnchen sehr erschwert.

Die Centrosomen stehen immer in Berührung mit der Kernwand und mit den Fäden des Kinoplasmas. Manchmal scheinen sie mit Theilen des Chromatingerüstes im Innern des Kernes verbunden zu sein (Fig. 13, Taf. XVI). Zur Zeit, wo in den späteren Stadien der Karyokinese die alte Kernwand verschwindet, werden die spitzen Tochterkerne mit Wänden, die mit dem Centrosom verbunden sind, versehen (Fig. 22, Taf. XVI). Die Centrosomen färben sich stets intensiv und treten fast pechschwarz hervor, sogar wenn die Fasern von Kinoplasma so weit entfärbt sind, dass sie beinahe farblos erscheinen. Dies ist besonders der Fall bei Präparaten, welche mit Heidenhain's Eisenhämatoxylin gefärbt sind, aber auch oft der Fall, wenn Flemming's Dreifarbenmethode gebraucht wird. Sie sind scharf umgrenzt und zeigen, so weit ich beobachten konnte, keine Spuren von einer innerlichen Differenzirung, und sind auch nicht von einem hellen Hof oder einer anderen differenzirten Schicht umgeben. Die Fasern des Kinoplasmas scheinen unmittelbar von der Oberfläche der Centrosomen auszugehen. Keine Spur einer Körnerschicht konnte in dem Strahlungsbüschel wahrgenommen werden. Die Grösse der Centrosomen scheint mit der Grösse des Kernes und der Zelle zu variiren, gerade so wie die Mengen des Kinoplasmas. Doch selbst in den grössten Scheitelzellen sind die Centrosomen äusserst klein und fordern das allerbeste Licht, sowie die besten und stärksten achromatischen Linsen, um mit Erfolg studirt zu werden. In den Quadranten der secundären Segmentzellen können sie unter sehr günstigen Bedingungen als winzig kleine, schwarz gefärbte Körperchen erkannt werden, in noch kleineren Zellen aber nicht mehr, obwohl in den meisten Gewebezellen die Kerne zugespitzt und mit einem centrirten Büschel von kinoplasmatischer Strahlung an dem Pol versehen sind (Fig. 25,

Taf. XVI), das es höchst wahrscheinlich macht, dass äusserst kleine Centrosomen wirklich auch dort existiren. Selbst in den allerkleinsten Rindenzellen der oberflächlichen Schicht scheinen die Kerne oft einen Pol mit centrirten Strahlungen zu besitzen, aber die äusserste Kleinheit dieser Objecte erschwert es sehr, einen sicheren Schluss zu ziehen. So konnte auch in den schnell sich desorganisirenden Haarzellen keine Spur der Centrosomen oder des Kinoplasmas erkannt werden. Von diesen allerkleinsten Zellen abgesehen, ist aber alle Ursache vorhanden, zu glauben, dass die Centrosomen, nach welchen die kinoplasmatischen Strahlungen verlaufen, während des ganzen Lebens der Zelle existiren, und so mag dies auch für die kleinsten Rindenzellen gelten.

Es fällt sofort auf, dass die eben beschriebenen Körperchen in einigen wichtigen Einzelheiten von den Centrosomen, wie sie bisher in thierischen Zellen, und sogar in Pflanzen beschrieben wurden, abweichen. Erstens sind sie immer mit der Kernwand verbunden[1]) (Fig. 2, 9, 10, 11, Taf. XV; Fig. 12, 13, 14, 16, 24, Taf. XVI), und obschon verschiedene Autoren berichtet haben, dass die Centrosomen in thierischen Zellen manchmal in grosser Nähe des Kerns sich befinden, so wurden doch nie, so weit ich weiss, Centrosomen wirklich mit der Kernwand, während aller Stadien ihrer Existenz, verbunden gefunden. Die grösste Annäherung an dieses Verhalten weist noch das von Harper[2]) beschriebene, sich intensiv färbende Scheibchen an dem Pol oder an den Polen der Kerne der Ascen in Erysipheen und Pezizen auf. Dort werden aber keine scharf umgrenzten, meinen Centrosomen entsprechende Körperchen gefunden, und Harper glaubt, dass diese Scheibchen aus Kinoplasma bestehen. Diese bleiben auch nicht unverändert während des ganzen Ruhestadiums des Kernes erhalten. Die Centrosomen von thierischen Zellen liegen oft weit von dem Kern entfernt und können

1) Strasburger bildete (1892) die Centrosomen von *Stypocaulon* als winzig kleine, schwarze Körnchen ab, die etwas von der Kernwand entfernt sind. Ich habe sie niemals so abgesondert gefunden und stelle mir vor, dass nicht die Kernwand, sondern nur das anliegende Trophoplasma durch das angewandte Färbeverfahren tingirt wurde, und wo die Membran das Kinoplasma berührt, es ungefärbt blieb und deshalb die Körner erreichen konnte, ohne sichtbar zu sein. Siehe Anmerkung auf p. 324.

2) Harper, vergl. seinen vorhergehenden Aufsatz.

sich sogar in einigen Fällen theilen, und die Tochtercentrosomen mit ihren Strahlenbüscheln so weit auseinandergehen, dass sie alle Verbindung sowohl miteinander als auch mit dem Kern verlieren[1]). Sie weichen in ihrem Bau von den thierischen Centrosomen durch das Fehlen irgend welcher concentrisch differenzirter Schichten, sowohl innerhalb als ausserhalb ihres Körpers ab, ausserdem in der verlängerten Stäbchen-, Keulen- oder Hantelform, die sie während aller beobachteten Stadien aufweisen. Sie stimmen aber ziemlich gut in ihrer Structur mit den Centralkörpern der Leucocyten von *Salamandra*, wie sie Heidenhain[2]) abgebildet hat, überein, wenn wir annehmen, dass die „van Beneden'sche Körnerschicht" abwesend sei. Es ist beinahe unmöglich, die Centrosomen dieser Algen mit denen, die, wie man glaubt, in anderen Pflanzen existiren, zu vergleichen, da unsere Kenntniss der letzteren so unvollkommen ist, dass es manchmal sehr zweifelhaft erscheint, ob die sogenannten Centrosomen dort wirklich solche sind. Nach der Arbeit von Farmer[3]) und derjenigen von Mottier und Osterhout[4]) ist anzunehmen, dass das Centrosom in den Zellen der Phanerogamen und Equiseten gar nicht existirt. Farmer's[5]) Arbeit über die Lebermoose ist die vollständigste und zu gleicher Zeit die zuverlässigste Beschreibung, die wir über die Centrosomen oder Centrosphären, welche in Pflanzen vorkommen, besitzen. Hier kommen sie im Zusammenhang mit der Kernmembran vor und an der Stelle, wo die in dem Cytoplasma divergirenden Strahlungen, während der früheren Stadien der Karyokinese, zusammenlaufen. Sie zeigen keine bestimmte Differenzirung in der Structur und werden im Ruhestadium der betreffenden Zellen nicht gefunden; was ihre Entstehung betrifft, so ist über dieselbe nichts bekannt. Die Körper, welche Lauter-

1) Prof. F. Mc. Farland war so freundlich, mir dieses Verhalten der Centrosomen zu zeigen vor der Veröffentlichung seiner Abhandlung über diesen Gegenstand. Siehe eine kurze Notiz über seine Resultate bei Boveri, Ueber das Verhalten der Centrosomen. Verh. d. phys.-med. Gesellsch. z. Würzburg, N. F. 29, No. 1, p. 28. 1895.

2) Heidenhain, Neue Untersuchungen über d. Centralkörper u. s. w. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 43, Taf. 26, Fig. 27 f. und Taf. 29, Fig. 69. 1894.

3) Farmer, Flora 1894.

4) Siehe die vorausgehenden Arbeiten.

5) Farmer und Reeves, On the occurrence of Centrospheres in *Pellia epiphylla* Nees. Annals of Botany, Vol. 8, 180, 30, p. 219—244, p. 14, June 1894. — Farmer, On Spore-Formation and Nuclear-Division in the Hepaticae. Annals of Botany, Vol. 9, No. 35, p. 469—523, Pl. XVI—XVIII. Sept. 1895.

born[1]) in Diatomeen fand, sind in ihrem Verhalten während der Karyokinese so gänzlich verschieden von den Centrosomen der Sphacelariaceen, dass es nicht angezeigt erscheint, sie hier weiter zu berücksichtigen.

Betrachtet man die bedeutende Abweichung in der Structur der Centrosomen dieser Algen von der gewöhnlich in thierischen Zellen vorkommenden, so kann es zweifelhaft erscheinen, ob sie so bezeichnet werden dürfen; aber Boveri[2]), der den Namen zuerst brauchte, gab kürzlich die folgende Difinition, welche diese Organe der Sphacelariaceen einzuschliessen scheint: „Unter Centrosoma verstehe ich ein der entstehenden Zelle in der Einzahl zukommendes, distinctes, dauerndes Zellenorgan, das, durch Zweitheilung sich vermehrend, die dynamischen Centren für die Entstehung der nächst zu bildenden Zellen liefert.“ Wie Boveri[3]) weiter zeigt, variirt die Structur so sehr in verschiedenen Fällen, dass „wir vor der Hand darauf verzichten müssen, Centrosomen durch ihre Constitution oder gar durch ihr Verhalten zu Farbstoffen zu charakterisiren“. Unter diesen Umständen scheint es gerechtfertigt, diese Organe eher Centrosomen als Astrosphären zu nennen, da, wie Heidenhain im Betreff der letzteren sagt: „Der Begriff der Astrosphäre (sphère attractive) nur als eine topographische Bezeichnung Verwendung zu finden habe. Die Astrophäre ist kein Organ mit demselben Titel des Rechts, wie der Kern, und ist keine constante Eigenthümlichkeit weder der Zelle noch auch der centrirten Systeme“[4]).

Hier sollte vielleicht ein Wort über die von Strasburger (1893) beschriebene Structur der Centrosomen von *Stypocaulon scoparium* folgen. Er giebt an, dass ein heller Hof von grösserer oder geringerer Deutlichkeit ein centrales, sich tieffärbendes Körnchen umgiebt, und Strahlungen von Kinoplasma erst ausserhalb des ersteren sichtbar seien. Das centrale Körnchen, welches wahrscheinlich meinem Centrosoma entspricht, ist nicht im Zu-

---

1) R. Lauterborn, Ueber Bau und Kerntheilung der Diatomeen. Verhandl. d. naturh. u. med. Vereins zu Heidelberg, N. F., Bd. 5, Heft 2, p. 179—202, Taf. III. 1894.

2) Boveri, Ueber d. Verhalten d. Centrosomen bei d. Befruchtung d. Seeigel-Eies, nebst allgem. Bemerkungen üb. Centrosomen u. Verwandtes. Verh. d. phys.-med. Gesellsch. z. Würzburg, N. F., Bd. 29, No. 1, p. 60. 1895.

3) Boveri, l. c., p. 62. Diese Ansicht ist natürlich von der Heidenhain's ganz verschieden.

4) Heidenhain, Neue Untersuchungen üb. d. Centralkerne etc., l. c., p. 644.

sammenhang mit der Kernwand abgebildet. Diese Angaben könnten mit meinen Beobachtungen in Einklang gebracht werden, wenn wir annehmen wollten, dass die Farben, welche gebraucht wurden, das Trophoplasma, aber nicht das Kinoplasma oder die Kernmembran tingirt hätten. Der helle Hof würde dann jene Stelle repräsentiren, wo die kinoplasmatische Strahlung zu dicht wäre, um das Trophoplasma dazwischen eintreten zu lassen. Dies würde natürlicher Weise einen regellosen Rand um den Hof verursachen, wie wir ihn in der That in Fig. 1, 2, 5, 6 u. 7 von Strasburger's Taf. III sehen. Nach meiner Ansicht würde die Kernwand unversehrt an den Polen bei Fig. 5 u. 7, aber nicht sichtbar sein, da sie nicht an eine Schicht von sich färbendem Trophoplasma anstösst. Ich habe nie einen definitiv begrenzten hellen Hof, wie derselbe in einigen anderen Figuren derselben Tafel (besonders Fig. 3 u. 4) abgebildet ist, gesehen. Die Thatsache, dass die Zellen in intactem Zustand studirt waren, könnte es vielleicht verursacht haben, dass die feinen Details der Structur undeutlicher zu sehen waren als bei Mikrotomschnitten. Humphrey's Figuren (1894), muthmasslich nach Mikrotomschnitten gemacht, fallen dadurch auf, dass sie die zahlreichen kinoplasmatischen Strahlen nicht zeigen. Er findet ein „Centrosoma" vor, das aus einem scharf begrenzten hellen Hof und einem centralen Körnchen besteht. Die ganze Structur ist, als in einiger Entfernung von der Kernwand befindlich, abgebildet. Es ist mir nicht möglich, diese Körperchen als mit den von mir für Centrosomen gehaltenen Objecten für identisch zu halten.

Das Kinoplasma.

Wie schon früher gezeigt wurde, ist das Kinoplasma bei diesen Algen ganz verschieden von dem umgebenden Trophoplasma. In den grössten Zellen der Stamm- und Zweiggipfel können die kinoplasmatischen Strahlungsfäden in lebendem Material gesehen werden. Sie wurden zuerst von Nägeli (1844, p. 74) erkannt, derselbe giebt in einer Beschreibung der beginnenden Zelltheilung, wo eine „kernähnliche Masse" aus einem Körnerhaufen gebildet, den Mittelpunkt der Zelle einnimmt, an, dass: „Um dieselbe [kernähnliche Masse] der übrige helle Inhalt als Schleimfaden so angeordnet ist, dass die in der Nähe des Kernes befindlichen Fäden [sic] stärker sind und strahlenförmig von demselben ausgehen. Die Radien sind einfach oder verästelt, und hin und wieder durch zarte Querfasern ver-

bunden. In einiger Entfernung vom Kerne werden die Schleimfäden dünner; ihre strahlenförmige Anordnung geht über in ein Fadennetz, das aus vier-, fünf- und sechseckigen Maschen besteht.“ In seiner neuesten Arbeit über *Stypocaulon scoparium* gab Strasburger (1892) den ersten exacten Bericht über das Strahlungssystem, wie es in gut fixirtem und gefärbtem Material zu sehen ist. Er sagt: „In allen Präparaten jeglicher Färbung trat hingegen die strahlige Anordnung des Cytoplasmas hervor.“ In dieser Arbeit hat er den Ausdruck Kinoplasma eingeführt. Dennoch ist wenig über die feinere Structur und das endliche Schicksal dieser Strahlen erwähnt, doch wenn man weiter sieht, was er von den thierischen Zellen sagt, so sollen diese Strahlen eine „genetische Uebereinstimmung“ mit den Spindelfasern zeigen, und folglich als Kinoplasma betrachtet werden.

Ihre Unterscheidung vom Trophoplasma, welches sie durchdringen, und ihr Verhalten während der Karyokinese ist schon erwähnt worden und bedarf hier keiner Wiederholung. Weitere Details der Rolle, welche das Kinoplasma in der Zelltheilung spielt, werden später beigebracht. Die kinoplasmatischen Strahlungen an dem Pol eines ruhenden Kernes bestehen aus äusserst feinen, beinahe geraden Fäden (Fig. 12, Taf. XVI). Sie sind so dünn, dass ich bisher nicht im Stande war irgend eine weitere Structur in ihnen zu erkennen. Sie scheinen sich manchmal zu verzweigen, doch kann dies nur mit Schwierigkeit, und dann nur indirect, bewiesen werden. An ihren freien Enden werden sie unregelmässiger und scheinen endlich allmählich in Trophoplasma überzugehen. An den freien Enden der Strahlen sind öfters Waben an beiden Seiten angeordnet, welche eine gemeinsame, dicke, gerade Scheidewand bilden, und es schwierig machen, zu entscheiden, wo die Fäden des Kinoplasmas enden (siehe Fig. 1, 4 u. 5 auf Taf. XV, und die Figuren auf Taf. XVI). Ich bin geneigt zu glauben, dass einige Strahlen bis an die Hautschicht reichen; die grössere Anzahl besteht aber aus bedeutend kürzeren Fäden. Sobald die Fäden weiter auseinander laufen, drängt sich das Trophoplasma dazwischen, und dies mag sogar sehr nahe an den Centrosomen vorkommen. Die Spindelfasern unterscheiden sich von den äusseren kinoplasmatischen Strahlungen hauptsächlich durch eine grössere Dicke, und dadurch, dass sie stumpf endigen. Die Zug- sowohl wie die Stützfasern geben auch keinen Beweis von einer mikrosomalen Structur, obwohl einige der Fasern, welche frei in der Kernhöhle

endigen, aus abwechselnd dickeren oder dünneren Scheibchen bestehen (Fig. 28, Taf. XVI).

In Präparaten, welche mit der Flemming'schen Dreifarbenmethode tingirt sind, werden die kinoplasmatischen Fibrillen, wenn die Färbung besonders gut gelungen ist, blau und das Trophoplasma gelblich. In diesem Verhalten stimmen sie mit der beobachteten cyanophilen Reaction des Kinoplasmas der Ascomyceten (Harper), Equiseten (Osterhout) und Phanerogamen (Mottier)[1]) überein.

Aus dem Verhalten des Kinoplasmas während der Karyokinese erhält man einen sicheren Beweis seiner Verschiedenheit vom gewöhnlichen Trophoplasma, da die Abnahme in der Grösse der Strahlungsbüschel gleichzeitig mit dem Wachsthum der im ununterbrochenen stofflichen Zusammenhang stehenden Spindelfasern erfolgt, und umgekehrt die Spindelfasern sich verkürzen, wenn das Wachsthum der Strahlungsbüschel von neuem anhebt. Das zeigt an, dass nur eine gewisse Quantität dieser speciellen Substanz vorhanden ist, die zur Bildung der Hauptmasse der Spindel gebraucht wird. Das eben erwähnte Verhalten kann hingegen nicht erklärt werden, wenn man annimmt, dass die Kräfte, welche früher das Cytoplasma zwangen, sich in dieser Art anzuordnen, nicht fortbestünden, weil öfters noch einige Fasern an dem einen Pol und stets eine ziemlich grosse Anzahl an dem anderen Pol, nachdem die Spindel gebildet ist, zurückblieben und fortfahren, dieselbe Anordnung in Beziehung zu der Kernwand und zu einander zu zeigen, wie früher, wo sie weit zahlreicher waren.

Ich will damit nicht sagen, dass das Kinoplasma nicht unmittelbar aus dem Trophoplasma gebildet werden könne, oder dass es nicht sehr ähnlich in seiner Zusammensetzung mit ihm sei, sondern dass es in der That nicht identisch mit ihm ist[2]). Das

1) Vergl. die vorausgehenden Aufsätze.

2) Farmer (On Fertilization etc. Annals of Botany, X, 1896, p. 485), der geneigt ist, die Centrosomen sowie die Strahlungen als die Folgen gewisser im Innern der Zelle wirkender Kräfte und nicht als Centren und Bahnen, durch welche Kräfte auf die Zelle einwirken, zu betrachten, sagt, dass „the inference to be drawn from these facts seems to be that the radiations are the result of a change — a differentiation — in the protoplasm as it already exists, and that they do not owe their origin to the presence of any special ‚spindle-forming substance', by virtue of which they may be supposed to develop and ‚grow' as new structures in the cell." Während Boveri (Ueber d. Verhalten d. Centrosomen etc., p. 40, 1895) schreibt: „Die geringste Wahrscheinlichkeit kann ich nach eigenen Erfahrungen der Meinung derjenigen Autoren

bunden. In einiger Entfernung vom Kerne werden die Schleimfäden dünner; ihre strahlenförmige Anordnung geht über in ein Fadennetz, das aus vier-, fünf- und sechseckigen Maschen besteht." In seiner neuesten Arbeit über *Stypocaulon scoparium* gab Strasburger (1892) den ersten exacten Bericht über das Strahlungssystem, wie es in gut fixirtem und gefärbtem Material zu sehen ist. Er sagt: „In allen Präparaten jeglicher Färbung trat hingegen die strahlige Anordnung des Cytoplasmas hervor." In dieser Arbeit hat er den Ausdruck Kinoplasma eingeführt. Dennoch ist wenig über die feinere Structur und das endliche Schicksal dieser Strahlen erwähnt, doch wenn man weiter sieht, was er von den thierischen Zellen sagt, so sollen diese Strahlen eine „genetische Uebereinstimmung" mit den Spindelfasern zeigen, und folglich als Kinoplasma betrachtet werden.

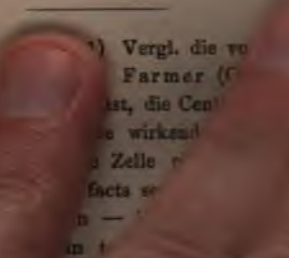
Ihre Unterscheidung vom Trophoplasma, welches sie durchdringen, und ihr Verhalten während der Karyokinese ist schon erwähnt worden und bedarf hier keiner Wiederholung. Weitere Details der Rolle, welche das Kinoplasma in der Zelltheilung spielt, werden später beigebracht. Die kinoplasmatischen Strahlungen an dem Pol eines ruhenden Kernes bestehen aus äusserst feinen, beinahe geraden Fäden (Fig. 12, Taf. XVI). Sie sind so dünn, dass ich bisher nicht im Stande war irgend eine weitere Structur in ihnen zu erkennen. Sie scheinen sich manchmal zu verzweigen, doch kann dies nur mit Schwierigkeit, und dann nur indirect, bewiesen werden. An ihren freien Enden werden sie unregelmässiger und scheinen endlich allmählich in Trophoplasma überzugehen. An den freien Enden der Strahlen sind öfters Waben an beiden Seiten angeordnet, welche eine gemeinsame, dicke, gerade Scheidewand bilden, und es schwierig machen, zu entscheiden, wo die Fäden des Kinoplasmas enden (siehe Fig. 1, 4 u. 5 auf Taf. XV, und die Figuren auf Taf. XVI). Ich bin geneigt zu glauben, dass einige Strahlen bis an die Hautschicht reichen; die gr... Anzahl besteht aber aus bedeutend kürzeren Fäden. ... die Fäden weiter auseinander laufen, drängt sich das ...asma dazwischen, und dies mag sogar sehr nahe an ... vorkommen. Die Spindelfasern unterscheiden s... kinoplasmatischen Strahlungen hauptsächlich ... Dicke, und dadurch, dass sie stumpf endige... die Stützfasern geben auch keinen Bewe... Structur, obwohl einige der Fasern, w...

endigen, aus abwechselnd dickeren oder dünneren Scheibchen bestehen (Fig. 28, Taf. XVI).

In Präparaten, welche mit der Flemming'schen Dreifarbenmethode tingirt sind, werden die kinoplasmatischen Fibrillen, wenn die Färbung besonders gut gelungen ist, blau und das Trophoplasma gelblich. In diesem Verhalten stimmen sie mit der beobachteten cyanophilen Reaction des Kinoplasmas der Ascomyceten (Harper), Equiseten (Osterhout) und Phanerogamen (Mottier)[1]) überein.

Aus dem Verhalten des Kinoplasmas während der Karyokinese erhält man einen sicheren Beweis seiner Verschiedenheit vom gewöhnlichen Trophoplasma, da die Abnahme in der Grösse der Strahlungsbüschel gleichzeitig mit dem Wachsthum der im ununterbrochenen stofflichen Zusammenhang stehenden Spindelfasern erfolgt, und umgekehrt die Spindelfasern sich verkürzen, wenn das Wachsthum der Strahlungsbüschel von neuem anhebt. Das zeigt an, dass nur eine gewisse Quantität dieser speciellen Substanz vorhanden ist, die zur Bildung der Hauptmasse der Spindel gebraucht wird. Das eben erwähnte Verhalten kann hingegen nicht erklärt werden, wenn man annimmt, dass die Kräfte, welche früher das Cytoplasma zwangen, sich in dieser Art anzuordnen, nicht fortbestünden, weil öfters noch einige Fasern an dem einen Pol und stets eine ziemlich grosse Anzahl an dem anderen Pol, nachdem die Spindel gebildet ist, zurückblieben und fortfahren, dieselbe Anordnung in Beziehung zu der Kernwand und zu einander zu zeigen, wie früher, wo sie weit zahlreicher waren.

Ich will damit nicht sagen, dass das Kinoplasma nicht unmittelbar aus dem Trophoplasma gebildet werden könne, oder dass es nicht sehr ähnlich in seiner Zusammensetzung mit ihm sei, sondern dass es in der That nicht identisch mit ihm ist[2]). Das



1) Vergl. die vo[illegible] Farmer ([illegible] ls of Botany, X, 1896, p. 485), der [illegible]st, die Cen[illegible] gen als die Folgen gewisser im Innern [illegible] wirkend[illegible] en und Bahnen, durch welche Kräfte [illegible] Zelle [illegible] dass „the inference to be drawn from [illegible] facts s[illegible] the result of a change — a differen-[illegible] n — [illegible] ies, and that they do not owe their [illegible] in t[illegible] rming substance', by virtue of which [illegible] w structures in the cell." Während [illegible] p. 40, 1895) schreibt: „Die geringste [illegible] gen der Meinung derjenigen Autoren

Kinoplasma nimmt gewiss in Mengen zu, zwischen je zwei aufeinanderfolgenden Karyokinesen, in den Scheitelzellen dieser Algen. Wie dieses Wachsthum erfolgt, und welche Substanzen für dasselbe verwendet werden, ist bis jetzt nicht festgestellt.

Es mag wohl sein, wie Boveri (Ueber d. Verh. d. Centros. etc. 1895, p. 40) vorschlägt, „dass die Radien aus der Substanzmenge des Protoplasma auskrystallisiren". Ich habe bei der Besprechung der Karyokinese schon gezeigt, dass das Kinoplasma in Form von Spindelfasern contractil ist. Wenn Drüner's[1]) Ansicht vom Mechanismus der Kerntheilung richtig ist, könnte man erwarten, dass die Scheide aus Verbindungsfäden, die von Pol zu Pol die Spindel umgiebt, Fig. 21, 27 u. 22, Taf. XVI, Biegungsfähigkeit besitzen könne. Da ist es wichtig, hervorzuheben, dass wenn dies der Fall wäre, die bei unseren Algen gegebenen Verhältnisse gerade umgekehrt von denjenigen sein würden, welche er für *Salamandra* (siehe seine schematischen Fig. 53—57 und 62—65 auf Taf. VIII) schildert, ähnlich hingegen dem Verhalten der Spindeln, die Braus (Ueber Zellth. u. Wachsth. des Tritoneies. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., N. F., 29, Heft 3 u. 4, p. 443—511, Taf. XIII—XVII, Mar. 1895) in den jungen mehrschichtigen Blastulae von Triton abgebildet hat (siehe seine schematischen Fig. 34, 40 u. 41 auf Taf. XVII), obwohl bei den Sphacelarieen die alte Kernwand zweifellos als eine mechanische Unterstützung dient, zur Verhinderung einer Annäherung der Pole durch das Zusammenziehen der Zugfäden. Die Rolle, welche das Kinoplasma bei der Trennung der Tochterkerne und bei der Bildung der Zellplatte spielt, wird weiter unten ausführlicher unter Zellplattenbildung behandelt werden.

Eine merkwürdige Erscheinung, die sich an den Strahlenbüscheln zeigt, muss erwähnt werden; nämlich die augenscheinliche Erscheinung einer Abstossung, besonders während solcher Zelltheilungen, wie die auf Fig. 4, Taf. XV abgebildeten. Die Anordnung der Kerne und der kinoplasmatischen Strahlung, die denselben anhaftet, ist höchst merkwürdig. Die kinoplasmatischen

zuerkennen, die die Astrosphären lediglich als modificirte Bereiche der allgemeinen dichteren Zellstructur ansehen, derart, dass bei der Ausbildung der Strahlen einfach schon vorhandene Fadenstücke oder Netzabschnitte oder Wabenwände sich in radialer Richtung strecken und vielleicht auf Kosten anderer verstärken sollen."

1) L. Drüner, Studien über den Mechanismus der Zelltheilung. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., N. F., Bd. 29, Heft 2, p. 271—344, Taf. IV—VIII. Dec. 1894.

Büschel der zwei völlig getheilten Zellen, der Zweiginitial- und der Stammscheitelzelle, scheinen einander zu beeinflussen; das besonders in der Zweiginitialzelle, wo eine Anordnung wahrnehmbar ist, welche sehr abnorm erscheinen müsste, wenn die Zelle isolirt wäre. Wie in Fig. 4 auf Taf. XV zu sehen ist, sind die Pole der zwei auseinandergehenden Kerne nicht gänzlich abgekehrt von einander, sondern bilden einen Winkel von weniger als 90°, anstatt wie gewöhnlich von 180°. Die Pole des grösseren Kerns der Stammscheitelzelle treten nicht so weit aus der normalen Stellung heraus. Der Kinoplasmabüschel an dem kleineren Kerne der Zweiginitialzelle ist gänzlich nach einer Seite gewendet, während der des grösseren Kernes der Scheitelzelle asymmetrisch ausgebreitet erscheint. Diese merkwürdige Anordnung des Kinoplasmas macht es höchst wahrscheinlich, dass eine gegenseitige Beeinflussung durch die Zellwand hindurch stattfindet. Eine andere sonderbare Erscheinung ähnlicher Art ist während der frühen Prophasen der *B*-[1]) Theilungen zu beobachten. Hier sind die zwei Büschel von Kinoplasma an den Polen der Kerne nicht um die Hälfte des Kernumfangs von einander entfernt, sondern sie stehen einander genähert an der von der eben gebildeten Zweiginitialzelle abgewendeten Seite (Fig. 19 u. 13, Taf. XVI). Die vorher beschriebene, oft vorkommende Ungleichheit in der Menge des Kinoplasma an den zwei Polen desselben Kernes, deutet darauf hin, dass eine Abstossung durch die Zellwand hindurch erfolgt. Der grösste Büschel ist in allen Fällen von der grössten Menge des unmittelbaren in der Nähe sich befindenden Kinoplasmas abgewendet. Dies ist besonders auffallend in Scheitelzellen, wo der höhere Pol des Kernes immer entschieden das meiste Kinoplasma besitzt (Fig. 15, Taf. XVI). In Segmentzellen besitzt der untere, von der grösseren Masse oder von den grösseren Massen von Kinoplasma abgewendete Pol die grösste Menge kinoplasmatischer Strahlen (Fig. 17, 21, Taf. XVI). Alle diese Thatsachen deuten anscheinend auf die Existenz einer Abstossung zwischen verschiedenen Massen von Kinoplasma hin, sogar wenn sie durch eine Zellwand und eine bedeutende Schicht von Trophoplasma getrennt sind. Die wahrscheinlich schnelle Trennung der zwei Büschel gleich nach der Theilung der Centrosomen, die auf p. 315 besprochen wurde, und das Divergiren der Fäden des Kino-

1) Die erste Kerntheilung in der Stammscheitelzelle nach der Bildung der Zweiginitialzelle (siehe p. 315).

plasmas, deuten auf eine Abstossung zwischen den Kinoplasmamassen derselben Zelle hin. Das Verhalten der Spindelfasern und besonders der durchgehenden Mantelfasern, die von den zwei Polen ausgehen und in der Mitte miteinander verschmelzen, deutet aber mehr auf eine Anziehung als auf eine Abstossung hin. Die Erscheinungen sind sehr complicirt, und ich muss gestehen, dass ich bis jetzt noch nicht im Stande bin, mir irgend eine einleuchtende Hypothese[1]) zu bilden, welche alle die beobachteten Thatsachen zu erklären im Stande wäre. Jedoch glaube ich, auf einige Erscheinungen hingewiesen zu haben, die gewiss auf die Existenz solcher in der Zelle und zwischen benachbarten Zellen wirkender Kräfte hindeuten. Weitere Untersuchungen sind über diesen Punkt nothwendig, um denselben aufzuklären.

Zellplattenbildung.

Wie von Strasburger in seiner früheren Arbeit über diese Algen und weiter in seiner späteren Abhandlung (1892) erwähnt wurde, sind hier die Erscheinungen der Zelltheilung ziemlich verschieden von derjenigen bei anderen Pflanzen.

Bei höheren Pflanzen wird die Zellplatte aus der Verschmelzung der Anschwellungen an den Verbindungsfäden, welche die Tochterkerne verbinden, gebildet, und sie erzeugt weiterhin die Hautschichten zu den beiden Seiten der neu entstandenen Membran. Falls die Zelle sehr breit ist, wird die Zellplatte zuerst in der Mitte fertig gestellt und wächst dann nach der Peripherie hin. Bei *Spirogyra* und *Cladophora* schreitet die Zellplatte während ihrer Bildung vom Rande nach der Mitte zu fort. Ein Plasmaring sammelt sich an dem fortwachsenden Rand der Zellplatte und im Fall von *Spirogyra* wird alsbald in diesem Ring eine Querstreifung sichtbar. Dieser Streifung entspricht eine Differenzirung in Verbindungsfäden, und durch Anschwellung dieser Fäden in ihrer Mitte wird auch hier eine Zellplatte erzeugt, deren Elemente alsbald zu einer Membranleiste verschmelzen[2]). Bei *Cladophora* erfolgt die Zell-

1) Ich schlage eine vorläufige Hypothese vor, die viele der beobachteten Thatsachen erklärt: Erstens, dass alle ausserhalb der Kerne befindlichen Kinoplasmamassen alles andere Kinoplasma derselben oder irgend einer anderen Zelle abstossen; zweitens, dass Spindel- und Mantelfasern, welche in das Innere des Kernes eindringen, die Spindel- und Mantelfasern des gegenüberstehenden Pols anziehen, aber diejenigen desselben Pols abstossen, was das Auseinanderspreizen der eintretenden Fasern verursacht.

2) Strasburger, Histol. Beitr. I, p. 24.

theilung unabhängig von der Kerntheilung[1]) und bis jetzt ist dort noch keine deutliche streifige Differenzirung bemerkt worden. Auch wird die Zelltheilung bei der Bildung der Conidien in Erysipheen[2]) in derselben Weise vollzogen. Die sehr auffallende Bildungsart der Zellwand um die Sporen der Ascomyceten ist gänzlich verschieden von dem, was bei *Stypocaulon* vorkommt[3]). Schon 1880 studirte Strasburger[4]) die Vorgänge der Zelltheilung in *Stypocaulon* und zeigte, dass dort nicht zahlreiche Verbindungsfäden auftreten, sondern vielmehr eine starke in der Mitte angeschwollene Körnerscheibe, die durch ein protoplasmatisches Kammerwerk, das in der Richtung der Kerne gestreckt ist, gestützt wird. In seiner späteren Arbeit über diese Algen (1892) findet er, dass die Zellplatte auch hier nicht in den Verbindungsfäden angelegt wird, jedoch auch nicht in Gestalt einer von aussen nach innen fortschreitenden Leiste, wie bei *Spirogyra*, dass vielmehr in dem lockeren Gerüstwerk aus Cytoplasma, welches die beiden Tochterkerne verbindet, sich quere Brücken ausbilden, die sich allmählich zu einer vollständigen äquatorialen Platte ergänzen[5]). Ich bin im Stande, diese letzte Beschreibung zu bestätigen und kann einige weitere Einzelheiten über diesen eigenthümlichen Zelltheilungsmodus geben. Wo nicht anderes angegeben ist, beziehe ich mich auch hier auf *Stypocaulon scoparium*.

Die Bildung der Zellplatte beginnt, wenn die Tochterkerne so weit wie möglich auseinander getreten sind. In Scheitelzellen tritt der untere Kern in das grobe Schaumplasma hinein und bleibt durch einen breiten Streifen von feinem Schaumplasma mit der grossen Masse des letzteren verbunden (Fig. 8, Taf. XV). Die Lage der zukünftigen Zellplatte wird zuerst in einer Gruppe von Waben in der Mitte der Zelle, welche eine geringe Neigung zu einer Querstellung zeigen, angedeutet. Im Anfang ist solch' eine Querstellung kaum bemerklich und solche Wände verbinden sich nicht zu einer geraden Ebene. Sobald die Querstellung mehr ausgeprägt ist, werden die Wabenwände zusammenhängender

1) Strasburger (1880).

2) Rob. A. Harper, Ueber das Verhalten der Kerne bei der Fruchtentwickelung einiger Ascomyceten. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXIX, Heft 4, p. 655—685, Taf. XI und XII. 1896.

3) Rob. A. Harper, In diesen Studien.

4) Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung, III. Aufl.

5) Strasburger, Histol. Beitr. IV, p. 55 u. 56.

und liegen jetzt in einer Ebene und scheinen nun aus einer Reihe kleiner Waben zu bestehen (Fig. 3, Taf. XV).

In diesem Stadium zeigen die gröberen Querwände der Waben eine Anzahl winziger, unregelmässiger, sich nur wenig tingirender Körnchen (Fig. 3 u. 6, Taf. XV). Aehnliche Körnchen sind in einem späteren Stadium, in der Hautschicht, welche die Zellwand bildet, nachzuweisen. Kurz nach diesem Stadium konnte eine äusserst feine Linie wahrgenommen werden, die ganz oder theilweise, durch die Querbrücke reicht. In dem nächstfolgenden Stadium sind die Fettkörperchen der Linie entlang angehäuft, und eine sehr dünne cellulose Wand wird bemerkbar (Fig. 5, Taf. XV). Während dieser Veränderungen ist keine Zunahme in der Zahl der Verbindungsfäden zwischen den Kernen, oder überhaupt irgend eine merkliche Veränderung in der Anordnung des Kinoplasmas zu sehen. Nur wenige Fasern oder Kraftlinien, die durch die Anordnung der Waben des feinen Schaumplasmas angedeutet sind, laufen von dem oberen Kern der Scheitelzelle nach der Stelle der Zellplattenbildung, und noch weniger von dem unteren Kern nach dieser Stelle (Fig. 5, Taf. XV). Gewiss ist es, dass wenn sie wirklich Fasern sind, sie äusserst dünn sein müssen und gewiss nicht zahlreich genug, um auch nur für einen Augenblick die Ansicht, dass die Zellplatte durch irgend einen solchen Vorgang wie bei den Metaphyten erzeugt werden sollte, zu gestatten.

Obwohl die ganze Erscheinung einen Vorgang, der nicht unmittelbar von der Thätigkeit des Kinoplasmas abhängt, andeutet, so ist es doch nicht unmöglich, dass er unter der Controle der Kerne steht, wie sich das durch die kinoplasmatischen Fäden, welche letztere mit der zu bildenden Zellplatte verbinden, äussert. Es ist eine merkwürdige Thatsache, dass allemal, wenn die Schwesterkerne zur Zeit der Zellplattenbildung ungleich gross sind, die Zellplatte nicht in der Mitte zwischen ihnen, sondern immer näher dem kleineren Kern steht, und dieses Abweichen von der Mittelstellung ist um so bedeutender, je grösser der Unterschied in der Grösse der Kerne ist[1]). Die Erscheinungen bei der Theilung der primären

1) Nach einer näheren Betrachtung dieser Thatsachen schien es mir, dass möglicher Weise die Stellung der Zellplatte durch abstossende Kräfte, welche der Kern oder das Kinoplasma auf gewisse, besonders veränderte Theile des Cytoplasmas ausübt, verursacht wird, und dass vielleicht die Querstellung der Wabenwände der äusserliche Ausdruck der Wirkung solcher Kräfte sei. So würde sich beispielsweise ein diamagnetischer Körper zwischen zwei entgegengesetzten Polen oder ein magnetischer Körper zwischen zwei gleichnamigen Polen verhalten.

Segmentzellen unterscheiden sich in mehrfacher Hinsicht von den eben beschriebenen in der Scheitelzelle. Strasburger's frühere Arbeit (1880) über diese Alge bezieht sich meistens auf diese Theilung. Die Seltenheit kinoplasmatischer Verbindungen zwischen dem Kern und der zu bildenden Zellplatte ist noch auffallender. Hier ist das erste Zeichen der nahenden Zelltheilung, die Bildung einer linsenförmigen Masse von feinem Schaumplasma in der Mitte der Zelle. Um diesen Körper sind zahlreiche Fettkörper angesammelt, welche allein sichtbar sind, wenn lebendes Material zur Untersuchung verwendet wird, Fig. 6, Taf. XV. Die Fettkörper werden aber durch manche Fixirungsmittel aufgelöst. Diese Masse von Schaumplasma verbreitet sich allmählich nach den Seiten der Zelle zu. Durch seine Mitte wird eine Reihe von Querwaben gebildet, und bald darauf erscheint die Zellplatte in Gestalt einer zarten Linie.

Merkwürdiger Weise scheinen hier beinahe gar keine directen kinoplasmatischen Verbindungen zwischen den Kernen und der Masse von feinem Schaumplasma zu bestehen. Die wenigen fadenartig aussehenden Verbindungen, wie jene z. B. auf Fig. 6, Taf. XV, sind, wie man nach einer genauen Untersuchung feststellen kann, in Wirklichkeit Platten und nur die Grenzwände der groben Waben. Die Strahlungen der Pole scheinen in der Bildung zweier uhrglasförmiger Platten, an den von der Zellplatte abgewendeten Seiten der Kerne, aufgebraucht zu werden (Fig. 6, Taf. XV). Strasburger war der erste, der diese merkwürdige Structur beobachtete (1880, p. 198, Fig. 45, Taf. XIII). Ich vermuthe, dass diese Platten von zahlreichen Fäden aus Kinoplasma durchsetzt sind. Von der hinteren Seite der Kerne läuft eine Reihe gestreckter Wabenwände nach der oberen resp. unteren Zellwand und dienen vielleicht zur Auseinanderhaltung der Kerne. Der ganze Process ist sehr eigenthümlich und unterscheidet sich sehr in den Einzelheiten von der Zellplattenbildung der Scheitelzellen, obwohl die Haupterscheinungen der Zellplattenbildung selbst in beiden Fällen dieselbe ist[1]). Ich fand manchmal Schwesterzellen, die sogleich nach der Theilung sich von einander trennten. In günstigen

---

1) Es ist merkwürdig, dass beinahe alle Zellen in dem in Fig. 6, Taf. XV entsprechenden Stadium immer schlecht fixirt sind, da die die Kerne in ihrer Lage festhaltenden Fäden von den Wänden abgerissen werden und die zwei Kerne sich nunmehr der Zellplatte nähern. Es scheint manchmal, als ob das lockere, unregelmässige

Fällen dieser Art konnte leicht erkannt werden, dass hier noch keine cellulose Wand existirt, obwohl zwei Hautschichten bestanden, die sich eben von einander getrennt hatten. In einem etwas späteren Stadium zeigt eine ähnliche Contraction die Gegenwart einer äusserst dünnen Zellwand zwischen den Hautschichten an. Nach solchen Erscheinungen bin ich gezwungen anzunehmen, dass das erste Erzeugniss der Zellwandbildung zwei Hautschichten sind, die in naher Berührung miteinander stehen und sehr bald eine cellulose Wand zwischen sich bilden. Die Theilung der Zweiginitiale und die Theilungen in den Haaren zeigen eine solche Contraction sehr oft, und es ist bemerkenswerth, dass in diesen Theilungen die neugebildete Wand sehr langsam wächst und vermuthlich nicht so schnell nach der Bildung der Hautschicht entsteht als in anderen Zellen. In der Betrachtung der Erscheinungen bei der Zellplattenbildung, wie sie zuvor beschrieben wurde, scheint sich zu bestätigen, dass Hautschichten gebildet werden können ohne ein seitliches Hineinwachsen von früher existirenden Hautschichten, und ohne irgend eine bemerkenswerthe Theilnahme von Kinoplasma, wenigstens nicht in der Gestalt von Fasern[1]). Dies steht in Uebereinstimmung mit den Erfolgen Pfeffer's[2]), der in der Besprechung der Neubildung von Hautschichten an frisch geschnittenen Flächen eines Stranges von dem Plasmodium von *Chondrioderma difforme*, äussert. „Bei stetiger Beobachtung kann man dabei in ganz zweifel-

---

System von Fäden durch eine plötzliche starke Zusammenziehung der uhrglasförmigen Platte zerrissen werde.

1) Der Gedanke kam mir manchmal, dass vielleicht der Mangel an zahlreichen Verbindungsfäden dadurch zu erklären ist, dass die Centrosomen an der entgegengesetzten Seite des Kernes sich befinden und das Kinoplasma anziehen und halten. Es ist bemerkenswerth in dieser Beziehung, dass in Lebermoosen, wie man aus Farmer's Figuren sieht (On Spore-formation and Nuclear-Division in the Hepaticeae. Ann. of Bot., Vol. 9, p. 469—523, Pl. XVI—XVIII, 1895), obwohl ein Centrosoma während der früheren Stadien der Karyokinesis anwesend ist, alle Spuren davon sowie dessen Wirkung auf das Cytoplasma zur Zeit der Zellplattenbildung, welche derjenigen der Phanerogamen überhaupt ähnlich ist, verschwinden. In den Equisiten nach Osterhout und in den Phanerogamen nach Farmer und Mottier, wo die Zellplattenbildung mittelst Verdickungen in dem Mittelpunkte von Verbindungsfäden den Höhepunkt erreicht, giebt es überhaupt keine Centrosomen in irgend einem Stadium.

2) Pfeffer, Zur Kenntniss der Plasmahaut und der Vacuolen, nebst Bemerkungen über den Aggregatzustand des Protoplasmas und über osmotische Vorgänge. Abhandl. d. math.-phys. Klasse d. Kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wiss., Bd. XVI, No. II, p. 185—343, Taf. II. 1890.

loser Weise sehen, dass in dem alten Hyaloplasma durchaus keine Vorgänge sich abspielen, die etwa, unabhängig von dem Zusammenneigen der Schnittränder, zu einem Ueberziehen der Schnittfläche mit Hautschicht führen könnten. Vielmehr geht unzweideutig das oft schnell sichtbar werdende Hyaloplasma aus dem Körnerplasma hervor, indem in diesem die Körnchen in entsprechender Weise aus der Peripherie zurücktreten." Natürlich schliesst diese Beobachtung die Möglichkeit einer Theilnahme des Kinoplasmas, welches vielleicht an benachbarten Kernen während der Hautschichtbildung anwesend sein kann, nicht aus; aber da der Process sehr schnell vor sich geht (in $^1/_2$—3 Minuten), macht er eine solche Wirkung höchst unwahrscheinlich. Pfeffer hat auch streng beweisen können, dass die Vacuolen als Neubildungen entstehen können und sagt weiter: „Hautschicht und Vacuolenhaut, die wir als Plasmahaut zusammenfassen, sind also genetisch gleichwerthig." Die merkwürdigen Erscheinungen bei der freien Zellbildung in dem Embryosack von *Ephedra*, von Strasburger (1880, p. 45, Fig. 150, Taf. VI) beschrieben und bei der Sporenbildung von Ascomyceten, nach Harper[1]), scheinen freilich auf eine merkwürdige Abhängigkeit der Hautschichtbildung vom Kinoplasma hinzudeuten. Aber, wie Pfeffer sagt, „für die Plasmahaut (Hautschicht und Vacuolenhaut) sind demgemäss nur an der freien Oberfläche die Bedingungen für Entstehung und Erhaltung gegeben"[2]), und so mag einerseits eine abstossende Wirkung oder sogar Verdickung in der Mitte von kinoplasmatischen Verbindungsfäden zwischen den Kernen neue Zellen bilden, die das ganze Protoplasma der alten Zelle aufnehmen, und so mögen andererseits für freie Zellbildung im Innern einer Cytoplasmamasse sehr complicirte Abgrenzungsvorgänge nöthig sein.

Zusammenfassung.

1. Bei vielen Gattungen der Sphacelariaceen, u. A. *Halopteris* und *Stypocaulon*, ist das Wachsthum der Scheitelzelle beschränkt, und die Segmente, sobald sie einmal von der Scheitelzelle abgetrennt sind, behalten ihre ursprüngliche Grösse während ihres ganzen Lebens bei, obwohl sie in kleinere Zellen zerfallen.

---

1) Harper, vergl. seinen vorhergehenden Aufsatz.

2) Pfeffer, l. c., p. 231.

2. Bei solchen Formen ist die Scheitelzelle natürlich die grösste Zelle der Pflanze, und bei *Stypocaulon* ist sie oft mehr als 1000 Mal so gross als die kleinsten Gewebezellen älterer Segmente.

3. Die Grösse des Kernes, sowie des Kernkörperchens und die Menge des Kinoplasmas stehen ungefähr in directem Verhältniss zur Grösse der Zelle, welche sie enthält. Bei den allerkleinsten Rindenzellen von *Stypocaulon* betragen die Kerne nur ein Tausendstel der Grösse des in der Scheitelzelle desselben Stammes enthaltenen Kernes.

4. Das Chromatingerüst ist aber relativ viel mächtiger in dem kleineren Kerne entwickelt und bildet dort ein tief sich färbendes feinmaschiges Netzwerk, anstatt wie in dem grösseren Kerne ein lockeres, aus feinen Fäden gebildetes Gerüst zu bilden. Die Aequatorialplatte nimmt während der Karyokinese den ganzen Durchmesser der kleineren Kerne ein, aber nur einen Bruchtheil desjenigen der grössten Kerne. Es ist deshalb nicht möglich, dass alle Kerne die gleiche Quantität Chromatin enthalten, und sicher ist es, dass die grösseren Kerne vornehmlich mit einer Substanz, die ganz und gar verschieden von Chromatin ist, gefüllt sind.

5. Das Cytoplasma ist in zwei Hauptarten differenzirt; das feinfaserige, an den Pol oder die Pole des Kernes sich anheftende Kinoplasma und das schaumartige Trophoplasma. In den grösseren Zellen von *Stypocaulon* ist das Trophoplasma weiter in einen wandständigen, grobwabigen Theil und in einen centralen, von dem peripherischen scharf gesonderten, feinschaumigen Theil differenzirt.

6. Das Kinoplasma ist aus zahlreichen äusserst feinen, genau centrirten, divergirenden Fäden zusammengesetzt, die hier durch das ganze Ruhestadium des Kernes und der Zelle erhalten bleiben. Wenigstens ist dies der Fall in den grösseren Zellen von *Stypocaulon* und höchst wahrscheinlich auch bei *Halopteris* und *Cladostephus*.

7. Die kinoplasmatischen Strahlungen treffen in einem kleinen, sich tief färbenden, stäbchen-, keulen-, garben- oder hantelförmigen Centrosom zusammen, welches immer der Kernwand anhaftet und sich durch Zweitheilung vermehrt und ebenso, wie das daran stossende Kinoplasma, durch das ganze Ruhestadium erhalten bleibt.

8. Die alte Kernwand bleibt während der ganzen Karyokinese bis zur Bildung der Tochterkerne intact, dann verschwindet sie plötzlich.

9. Die achromatische Spindel wird durch allmähliches von den zwei gegenüberstehenden Polen nach der Mitte des Kerns zu sich vollziehendes Wachsthum von Faserbüscheln gebildet. Die centralen Fäden (Zugfasern) haften an den Chromosomen an, andere Fäden (Stützfasern) treffen mit ihren freien Enden auf andere, ebensolche, von dem gegenüberstehenden Pol kommende und bilden, indem sie mit ihnen verschmelzen, eine hohle Scheide. Ausserdem endigen frei in der Kernhöhle noch einige wenige andere kürzere, von den Polen ausgehende Fäden. Alle Stadien der Spindelbildung waren in gut fixirtem Material von *Stypocaulon* in ziemlich grosser Anzahl vorhanden.

10. Wenn die Spindelfasern in die Kernhöhle hineinwachsen, wird die Menge der ausserhalb des Kernes befindlichen kinoplasmatischen Strahlen in gleichem Maasse vermindern, und endlich verschwinden diese Strahlen zur Zeit der Bildung der Aequatorialplatte beinahe gänzlich an dem einen Pol und werden viel weniger zahlreich an dem anderen Pol. Umgekehrt nehmen, wenn die Platten der Tochterchromosomen während des Dyasterstadiums auseinanderweichen, die Strahlenbüschel an den Polen wieder an Grösse zu.

11. Diese innerhalb und ausserhalb des Kernes befindlichen kinoplasmatischen Fäden stehen aller Wahrscheinlichkeit nach an den Polen miteinander in Zusammenhang, und es ist deshalb sehr wahrscheinlich, dass die extranuclearen Strahlungen aufgebraucht werden, um die Spindelfasern zu bilden und umgekehrt, wenn die Spindelfasern sich verkürzen, zur Wiederbildung der Strahlungen wieder Verwendung zu finden.

12. Die Grösse der kinoplasmatischen Strahlungsbüschel ist oft an den zwei Polen des in den Prophasen der Karyokinese befindlichen Kerns ungleich. Der grösste Büschel ist immer an dem Pol, der von dem grössten Büschel in einer benachbarten Zelle abgewendet ist, angeheftet.

13. Bei *Stypocaulon* ist oft während der ersten Theilung in der Zweiginitialzelle das Kinoplasma stark asymmetrisch an den Polen der Tochterkerne vertheilt. Auch sind die Kerne umgelagert, so dass oft die verlängerten Polachsen miteinander einen Winkel von weniger als 90°, anstatt 180°, bilden.

14. Diese und andere merkwürdige Bewegungsvorgänge und Stellungsverhältnisse des Kinoplasmas könnten erklärt werden durch die Annahme einer gegenseitigen Abstossung aller Strahlungsbüschel derselben oder der benachbarten Zellen.

15. Die Zellplatte wird nicht in Verbindungsfäden zwischen den Tochterkernen oder durch das Hineinwachsen der Hautschicht, wie in anderen Pflanzen, sondern durch die sich in eine Ebene quer stellenden Wabenwände erzeugt. Diese Ebene, in welcher die Zellplattenbildung stattfindet, ist gleich weit von den zwei Kernen entfernt, wenn dieselben gleicher Grösse sind, aber entsprechend näher dem kleineren, wenn sie ungleiche Grösse zeigen. Die Kerne sind wahrscheinlich mit der sich bildenden Zellplatte durch Kinoplasmafäden, die von dem Pol ausstrahlen, verbunden, aber diese Fäden sind bei weitem nicht zahlreich genug, um durch directe Umwandlung in eine Zellplatte umgestaltet zu werden.

16. Die ersten Producte der Thätigkeit der eben gebildeten Zellplatte sind zwei in unmittelbarem Contact sich befindende Hautschichten, die sehr bald nach ihrer Entstehung eine aus Cellulose bestehende Wand zwischen sich bilden. Es scheint deshalb, dass die Vorgänge der Zellplattenbildung bei diesen Algen in Eintracht mit den Ansichten Pfeffer's über Hautschichtbildung sind, dass nämlich Hautschichten aus dem Cytoplasma ohne Betheiligung schon vorhandener gebildet werden können, obwohl hier diese Vorgänge wahrscheinlich unter dem Einfluss der Kerne, unter Vermittelung der Kinoplasmafäden, stattfinden.

Verzeichniss der wichtigsten Arbeiten über die Anatomie der Sphacelariaceen.

Geyler, Theod. 1866. Zur Kenntniss der Sphacelariaceen. Jahrb. f. wiss. Botanik, herausg. von Pringsheim, Bd. IV, Heft 4, p. 479—535, Taf. XXIV—XXVI. Leipzig 1866.

Humphrey, J. E. 1894. Nucleolen und Centrosomen. Berichte d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. 12, Heft 5, p. 108—117, Taf. VI. Berlin 1894. (*Stypocaulon scoparium*, p. 15 u. 16, Fig. 13 u. 14.)

Magnus, P. 1873. Zur Morphologie der Sphacelariaceen nebst Bemerkungen über die Ablenkung des Vegetationspunktes der Hauptachse durch den nahe am Scheitel angelegt werdenden Tochterspross. Festschrift z. Feier d. hundertjähr. Bestehens d. Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin, 4°, p. 129—156, Taf. I—IV. Berlin 1873.

Nägeli, Carl. 1844. Zellenkerne, Zellenbildung und Zellenwachsthum bei den Pflanzen. Zeitschrift f. wiss. Botanik von M. J. Schleiden und Carl Nägeli, 8°, Bd. I, Heft I, p. 34—133, Taf. I u. II; p. 43, 73—75, 85—87, 127, 128, Taf. II, Fig. 1 u. 2.

Pringsheim, N. 1873. Ueber den Gang der morphologischen Differenzirung in der Sphacelariaceen-Reihe. Abhandl. d. Kgl. Akad. d. Wiss. z. Berlin, physik. Klasse, p. 137—191, Taf. I—XI, 4°. Berlin 1873.

Reinke, J. 1891. Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Morphologie der Sphacelariaceen. Bibliotheca Botanica (Bd. V), Heft 23, 4°, p. 4 u. 40, Taf. I—XIII. Cassel 1891.

Strasburger, Ed. 1880. Zellbildung und Zelltheilung, 3. Aufl., 8°, p. 12 u. 392, mit 14 Tafeln. Jena 1880. (*Stypocaulon scoparium*, p. 196—199, 348, 386—387 Taf. XIII, Fig. 37—47.)

— —. 1892. Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung. Histologische Beiträge, Heft 4, p. 47—158, Taf. III. Jena 1892 (*Stypocaulon scoparium*, p. 52—56, 157, Taf. III, Fig. 1—7.)

Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren sind mit Hilfe der Abbe'schen Zeichen-Camera und mit dem Zeiss'schen Apochr.-Obj. 3 mm, 1,30 N.-A. hergestellt. Fig. 1, 4, 5 und 8 auf Taf. XV wurden mit dem Zeiss'schen Compens.-Ocular No. 4 gezeichnet, bei einer Vergrösserung von 400; Fig. 2, 7, 9 und 10 auf derselben Tafel sind mit Compens.-Ocular No. 18 gezeichnet, bei einer Vergrösserung von 2000. Alle anderen Figuren auf beiden Tafeln wurden mit Compens.-Ocular No. 8 ausgeführt und, ausser Fig. 28, Taf. XVI (die ungefähr 1300 Mal vergrössert ist), bei einer Vergrösserung von 800. Die Erklärung der Buchstabenbezeichnungen von Theilungen ist auf p. 315 gegeben. Alle Abbildungen beziehen sich auf *Stypocaulon*, mit Ausnahme von Fig. 11, welche von *Halopteris* sp. (?) ist. In allen Fällen ist das morphologisch obere Ende der Zelle oben auf der Tafel und die Seitenwände parallel den Seitenwänden der Tafeln orientirt. Wo Kerne allein gezeichnet sind, wurden sie nichtdestoweniger so gestellt, als ob die Zelle in der geschilderten Lage vorhanden wäre.

Tafel XV.

Fig. 1 (Fix.: Flemming; Färb.: Rutheniumroth). Schräge, eine Zweiginitiale bildende Zelltheilung (*Al*-Th.). Zeigt fein- und grobschaumiges Trophoplasma und Fettkörper. Tochterkerne mit lappigen Umrissen, eben in Schwellung begriffen.

Fig. 2 (Fix.: Chromsäure; Färb.: Flemming). Theil des Kernes, welcher auf Fig. 14 abgebildet ist, bei stärkerer Vergrösserung gezeichnet, um die Gestalt der Centrosomen zu zeigen. Die grösseren Enden dieser hantelförmigen Centralkörper sind einander zugekehrt.

Fig. 3 (Fix.: v. Rath III; Färb.: Heidenhain). Theil aus der Mitte einer in Quertheilung begriffenen Scheitelzelle (*Cr*-Th.); zeigt die quer gestellten Plasmabrücken, durch welche die neuen Hautschichten gebildet werden.

Fig. 4 (Fix.: Flemming; Färb.: Flemming). Gipfeltheile eines Stammes mit gleichzeitigen Theilungen in der Zweiginitial- und Scheitelzelle (*Br*-Th.); zeigt auch Trophoplasmastructur und Fettkörper.

Fig. 5 (dasselbe Präparat wie Fig. 4). Gipfeltheile eines Stammes gleich nach der Bildung einer Querwand (*Cl*-Th.). Der Kern der Scheitelzelle ist bereits schräg gestellt für die nächstfolgende zweiginitialbildende Theilung. (In dem unteren Theil der Figur ist unrichtiger Weise eine Achselzelle mit einer genau symmetrischen Wand dargestellt. Diese Wand sollte sich nach unten links wenden, so dass eine Zelle die ganze Achselgegend einschliesst.)

Fig. 6 (Fix.: v. Rath III; Färb.: Heidenhain). Zellplattenbildung in einer primären Segmentzelle. Kerne wegen schlechter Fixirung zu nahe an die Masse des Schaumplasma gerückt. Von der hinteren Seite der Kerne bis an die Hautschicht strecken sich die uhrglasförmigen Plasmamembranen.

Fig. 7 (Fix.: Chromsäure, Schnitte vier Stunden mit HCl behandelt; Färb.: Flemming). Frühe Prophase in der Karyokinese einer Kurztriebscheitelzelle (*Cl*-Th.). Der obere Pol zeigt ein langgestrecktes, gekrümmtes, die Kernwand einstülpendes Centrosom; der untere Pol hat noch ein unverändertes (von einem Ende aus gesehenes) Centrosom.

Fig. 8 (dasselbe Präparat wie Fig. 4). Mittlerer Theil einer Stammscheitelzelle gerade vor der Zellplattenbildung (*Bl*-Th.). Der untere Kern ist in das grobe Schaumplasma hineingesunken, steht aber noch mit dem feinen Schaumplasma durch einen Strang desselben in Verbindung. Die Lage der Kerne ist durch die Zeichen + angegeben.

Fig. 9 (dasselbe Präparat wie Fig. 4). Ein Theil des Kernes, der in Fig. 24 abgebildet ist, bei stärkerer Vergrösserung gezeichnet. Zwei stäbchenförmige Tochtercentrosomen gerade nach ihrer Trennung.

Fig. 10 (dasselbe Präparat wie Fig. 7). Ein verlängertes, gekrümmtes schmales, Centrosom an dem oberen Pol des Kernes einer Haupttriebscheitelzelle.

Fig. 11 (Fix.: Chromsäure (?); Färb.: Flemming). Kern einer Scheitelzelle der tief wachsenden Form von *Halopteris*, der schräg gestellt ist für eine zweiginitialbildende Theilung (*Al*-Th.). Das sehr grosse Kernkörperchen ist stark vacuolisirt.

Tafel XVI.

Fig. 12 (Fix.: v. Rath III; Färb.: Heidenhain). Unterer erwachsener Kern einer zweiginitialbildenden Theilung (*Al*-Th.), der noch einpolig ist.

Fig. 13 (Fix.: Chromsäure; Färb.: Heidenhain). Auseinanderrücken der Tochtercentrosomen mit ihrem Strahlungsbüschel (*Bl*-Th.).

Fig. 14 (Fix.: Chromsäure; Färb.: Flemming). Auseinanderrücken der Tochtercentrosomen (*Br*-Th.). Das untere Centrosom ist augenscheinlich durch einen Faden des Chromatingerüstes mit dem Kerninnern verbunden (siehe Fig. 2).

Fig. 15 (Fix.: v. Rath III; Färb.: Flemming). Beginn der Spindelbildung in dem Kern einer Haupttriebscheitelzelle. Spindelfasern eben im Begriff nach innen zu wachsen. Kernkörperchen sehr vermindert an Grösse, mit einem hellen Hof umgeben, der vielleicht seinen ursprünglichen Umriss zeigt. Strahlungen zahlreicher an dem oberen Pol. Kernhöhle mit einer feinkörnigen Masse gefüllt.

Fig. 16 (dasselbe Präparat wie Fig. 14). Auseinanderweichen der Tochtercentrosomen in einer Stammscheitelzelle (*Br*-Th.). Die Centrosomen sind leicht zu sehen, obwohl das daran befestigte Kinoplasma vollständig desorganisirt ist.

Fig. 17 (Fix.: Chromsäure; Färb.: Flemming). Spindelbildung in einer primären Segmentzelle. Spindelfasern bereits ziemlich weit in das Kerninnere hinein gewachsen. Kernkörperchen im Zerfall begriffen. Strahlungen zahlreicher an dem unteren Pol.

Fig. 18 (Fix.: Flemming; Färb.: Flemming). Spindelbildung in einer Zweigscheitelzelle. Spindelfasern ungefähr $^1/_3$ bis zur Mitte gewachsen. Die Chromosomen sind schon sichtbar als sich tief färbende Körnchen, die sich an den Faserenden sammeln. Kernkörperchen beinahe aufgelöst und von einem hellen Hof umgeben.

Fig. 19 (Fix.: v. Rath III; Färb.: Flemming). Erster Anfang der Spindelbildung in einer Stammscheitelzelle (*Bl*-Th.). Spindelfasern beginnen eben einzudringen. Strahlungen sehr zahlreich und einige wenige scheinen von dem einen Pol zum andern zu laufen, eine rudimentäre Centralspindel bildend. Kernkörperchen schon zum Theil gelöst. Kernhöhle durch sehr viele feine Körnchen, durch welche feine Linien verlaufen, gefüllt. Chromatin nicht von anderen Körnchen zu unterscheiden.

Fig. 20 (dasselbe Präparat wie Fig. 12). Späteres Stadium der Spindelbildung in einer Zweigscheitelzelle (*D*-Th.). Einige Fasern haben schon den Aequator erreicht und andere sind nahe daran. Zwischen den hinein wachsenden Enden sind schon Chromosomen angehäuft. Kernkörperchen gänzlich verschwunden.

Fig. 21 (dasselbe Präparat wie Fig. 15). Monasterstadium der Karyokinese des Kernes einer primären Segmentzelle. Die Zugfasern haben sich schon contrahirt und dadurch die Kernwand an den Polen hinein gezogen. Aeusserst wenige Strahlungen bleiben an dem oberen Pol übrig, obwohl mehrere an dem unteren Pol noch vorhanden sind.

Fig. 22 (Fix.: Chromsäure; Färb.: Flemming). Tochterkernbildung im Innern der alten Kernwand, die an der einen Seite zu Grunde ging (*Bl*-Th.). Die jungen Kerne sind noch beinahe ganz solid und zeigen keine Spur von Chromatingerüst oder Kernkörperchen.

Fig. 23 (Fix.: Boveri; Färb.: Flemming). Junger, zugespitzter Tochterkern in einer primären Segmentzelle. Mehrere Kernkörperchen treten gleichzeitig an dem Chromatingerüst auf.

Fig. 24 (dasselbe Präparat wie Fig. 7). Eben vollzogene Theilung des Centrosoms und des an ihm anhaftenden Strahlungsbüschels des unteren Kernes einer sich quertheilenden Haupttriebscheitelzelle. Die Zellplatte ist noch nicht gebildet (siehe Fig. 9).

Fig. 25 (dasselbe Präparat wie Fig. 13). Sehr kleiner, zugespitzter Kern einer äusseren Rindenzelle. Einige sehr feine kinoplasmatische Strahlungen sind an dem Pol befestigt.

Fig. 26 (Fix.: v. Rath III; Färb.: Flemming). Oberer, sehr junger Tochterkern einer Haupttriebscheitelzelle (*Bl*-Th.) mit gelapptem Umriss und sich bildendem Chromatingerüst. Das Chromatin ist noch hauptsächlich in der Nähe des Pols angehäuft.

Fig. 27 (dasselbe Präparat wie Fig. 12). Dyasterstadium der Karyokinese in einer primären Segmentzelle. Die Kegel von Zugfasern haben sich verkürzt und die Platten von Tochterchromosomen mitgezogen; zwischen diese Platten sind einige Ver-

bindungsfäden gestreckt; um die ganzen Spindel ist eine Scheide von Stützfasern zu sehen, einige Fasern endigen frei in der Kernhöhle. Der untere Pol hat die meisten Strahlungen, aber der obere zeigt viel mehr als während des Monasterstadiums (siehe Fig. 21).

Fig. 28 (Fix.: Boveri; Färb.: Flemming). Ein Pol eines Kerns in einer späteren Prophase, die noch frei endigenden Stützfasern zeigend. Einige davon aus einer Reihe von Mikrosomen zusammengesetzt. Der Kern gehört einer Stammscheitelzelle (*B*-Th.) an, wurde aber quer und nicht längs geschnitten wie in anderen Fällen.

Bonn, den 18. October 1896.



Kerntheilung und Befruchtung bei *Fucus*.

Von

Eduard Strasburger.

Mit Tafel XVII und XVIII.

Das Material zu dieser Untersuchung verdanke ich der biologischen Anstalt auf Helgoland, ausserdem den Collegen L. Errera, Henry H. Dixon und F. A. F. C. Went. Herr Dr. Kuckuck auf Helgoland, sowie die anderen genannten Herren, hatten nicht allein die Güte, mich mit fertilen, entsprechend fixirten Exemplaren von *Fucus serratus, vesiculosus* und *platycarpus* zu verschiedenen Jahreszeiten zu versorgen, sondern sie unterzogen sich auch der Mühe, *Fucus*-Eier für mich zu befruchten und in bestimmten Zeitintervallen zu fixiren. Alle diese Collegen haben mich hierdurch zu grossem Dank verpflichtet. Nicht minder bot mir Herr J. Bretland Farmer während seines Besuches in Bonn im Sommer v. J. in höchst collegialischer Weise die Zusendung seiner Befruchtungs-Präparate von *Fucus* an. Hierfür bin ich Herrn Collegen Farmer ganz besonders dankbar, da ich so in die Möglichkeit versetzt war, meine eigenen, zum Theil etwas anders fixirten und tingirten Präparate mit den seinigen eingehend zu vergleichen.

Meine Untersuchung wurde nur an Mikrotomschnitten von meist 5 μ, auch von noch geringerer Dicke ausgeführt. Die beste Färbung ergab das Orange-Verfahren, das in den einzelnen Präparaten freilich nicht völlig übereinstimmend ausfiel, aber eben dadurch auch in einem Präparate diese, in einem anderen Präparate jene Structur schärfer hervortreten liess und so die Aufmerksamkeit auf sie lenkte. Eine Anzahl von Präparaten war nach der Heidenhain'schen Hämatoxylineisen-Methode gefärbt worden, und in dieser Färbung lag mir auch ein Präparat von Herrn Farmer vor.

Das Einbetten der Eier in Paraffin machte meist nicht so viel Schwierigkeit als wir zunächst befürchtet hatten. Denn die Eier

waren meist durch Schleim verklebt, und selbst wenn auch eine solche Verklebung nicht vorlag, liessen sie sich bei einiger Vorsicht zusammenhalten. Aus dem mit Kampfer versetzten Seewasser, in welchem ich die fixirten Eier zugeschickt bekam, gelangten dieselben in 30proc. Alkohol. Das geschah durch langsames Abgiessen des Seewassers und vorsichtiges Hinzufügen des Alkohols. Ebenso vorsichtig wurde der 30proc. Alkohol nach zwei Stunden durch 50proc., dann nach zwei Stunden durch 70proc., dann nach der gleichen Zeit durch 80proc. und dann durch 95proc. ersetzt. In letzterem blieben die Eier zwölf Stunden, dann vier Stunden in absolutem Alkohol, einen Tag in Alkohol und Chloroform, dann einen Tag in wiederholt erneuertem reinen Chloroform. Mit dem Chloroform wurden die Eier in ein kleines viereckiges Papierkästchen gegossen und kamen mit diesem in Chloroform und Paraffin von 45 ° C. Schmelzpunkt auf einen Tag in den Ofen. Dann wurde das Kästchen in flüssiges reines Paraffin von 45 ° C. Schmelzpunkt übertragen, um nach einem Tage in Paraffin von 52 ° C. Schmelzpunkt zu gelangen. Nach einem weiteren, im Ofen zugebrachten Tage wurde das Kästchen in ein mit flüssigem Paraffin von 52 ° C. Schmelzpunkt erfülltes Uhrgläschen gesetzt und auf kaltem Wasser rasch zum Erstarren gebracht. Das viereckige Paraffinblöckchen mit den Eiern wurde von seiner Papierhülle befreit und zum Schneiden auf einen Paraffinklotz aufgeschmolzen.

Die Einbettung kleiner, die Conceptakeln einschliessender Thallustückchen der verschiedenen *Fucus*-Arten liess sich ohne besondere Schwierigkeiten vollziehen. Diese Stückchen hatten in derselben Weise wie die Eier die verschiedenen Alkohole und Paraffine zu passiren, ohne dass eine Nothwendigkeit vorgelegen hätte, sie im Paraffin mit besonderem Kästchen zu umgeben. Nicht alles zur Untersuchung gelangte Material war gleich gut. Augenscheinlich hatte vielfach der Schleim der Conceptakeln den raschen Zutritt der fixirenden Flüssigkeit zu den Geschlechtsorganen verhindert.

Das fertile, im Winter und Frühjahr gesammelte Material von *Fucus platycarpus* und *serratus* enthielt Oogonien in allen Entwickelungsstadien. Da war es mir möglich, auch den ersten Theilungsschritt zu beobachten, der zur Abgrenzung der Oogonien führte. Freilich musste nach den Theilungsstadien in diesem Zustande, wie auch sonst in den Oogonien, stets lange und geduldig gesucht werden.

Farmer und Williams hatten über die ersten Stadien der Oogonien-Entwickelung in ihren Präparaten nicht verfügt[1]), und erst die Theilung der vier Kerne, aus welchen die acht Eikerne hervorgehen, beobachten können. Sie geben an, in den Kernplatten jener Kerne zehn Chromosomen gezählt zu haben, doch da die Zählungen nur im Profil vorgenommen wurden, so blieb, wie sie hinzufügen, nicht ausgeschlossen, dass die Zahl der Elemente der Kernplatte auch zwölf betrage. Immerhin war es sicher, dass diese Zahl der Chromosomen geringer sei, als diejenige, welche die Kernspindeln der Keimpflanzen bieten. Hier pflegte die Zählung im Profil 20 Chromosomen, also die doppelte Zahl, zu ergeben[2]). Diese höhere Zahl von Chromosomen bleibt dem Thallus erhalten[3]), so dass auf eine Reduction der Chromosomenzahl in den Oogonien geschlossen werden muss.

Meine eigenen Untersuchungen hatten mich, unabhängig von jenen eben citirten, ebenfalls zu dem Resultate gebracht, dass eine Reduction der Chromosomenzahl in den Oogonien und den Antheridien von *Fucus* sich vollziehe. In den Antheridien war eine sichere Zählung der Chromosomen bei der Kleinheit der Objecte nicht möglich, wohl aber liess sie sich in den Oogonien ausführen. Ich suchte ganz besonders nach der ersten Theilung in der Anlage des Oogoniums, da es ja auch durch die Farmer-Williams'sche Veröffentlichung noch nicht erwiesen war, ob die Reduction der Chromosomenzahl erst bei der letzten Theilung, welche die acht Eikerne liefert, oder zuvor schon erfolge. Eine Reduction der Chromosomenzahl beim letzten Theilungsschritt würde die Vorstellung von einer unmittelbaren Beziehung derselben zum Befruchtungsvorgang erwecken; nicht so, wenn sie sich schon beim ersten Theilungsschritt, also drei Theilungsschritte vor der Eibildung vollzieht.

Thatsächlich findet, wie die Untersuchung zeigte, die Reduction schon nach dem ersten Theilungsschritt, demjenigen Theilungsschritt, durch welchen das Oogonium von seinem Stiele abgetrennt wird, statt.

Die Fig. 1, *a* u. *b*, Taf. XVII zeigen uns bei schwächerer und bei stärkerer Vergrösserung eine vorgewölbte Zelle der Con-

1) On Fertilisation and the Segmentation of the Spore in *Fucus*. Ann. of Bot., Vol. X, 1896, p. 481.
2) l. c., p. 485.
3) l. c., p. 486.

ceptakelwandung noch vor erfolgter Abgrenzung ihres vorgewölbten Theiles als Oogonium. Der Kern dieser Zelle hat das Aussehen anderer vegetativer Kerne. Er hält sich in unterem Theile der Zelle. Bald wird dort der Stiel abgegrenzt (Fig. 4, Taf. XVII). Wiederholt gelang es mir, den Kern einer solchen vorgewölbten Wandzelle in den Prophasen und nach langem Suchen auch im Spindelstadium aufzufinden (Fig. 2, 3, Taf. XVII). Die Einstellung auf den optischen Durchschnitt (Fig. 3 *b*, Taf. XVII) der Kernplatte liess die gleichzeitige Abzählung von etwa zehn Chromosomen in derselben zu. Bei Wechsel der Einstellung ergaben die wenig sicheren Abschätzungen Zahlen, die um 30 schwankten. Die Stielzelle, welche abgegrenzt wird, ist scheibenförmig, flach, sie ragt bei ihrer Anlage, und auch später, nur wenig über die benachbarten Wandzellen der Conceptakeln hinaus. Sie ist inhaltsarm. Ihr Kern bleibt klein; er behält die Grösse der benachbarten vegetativen Kerne, während der Kern der Oogoniumanlage rasch wächst (Fig. 4, 5, Taf. XVII). Ein grosses Kernkörperchen bildet sich n ihm aus. Gleichzeitig nimmt auch das Oogonium selbst an Grösse und an Inhalt zu. Bald werden in dem betreffenden Oogoniumkern die Vorbereitungen zur nächsten Theilung kenntlich (Fig. 5, Taf. XVII) und gelang es mir auch, denselben im Spindelstadium aufzufinden (Fig. 6, Taf. XVII). Alle Stadien der Prophasen lückenlos zusammenzubringen, war selbst bei der Durchmusterung unzähliger Schnitte nicht möglich, wohl aber liess der optische Durchschnitt der in Fig. 6 *b*, Taf. XVII dargestellten Spindel nicht den geringsten Zweifel darüber bestehen, dass eine Reduction der Chromosomenzahl während der Prophasen in diesem ersten Oogoniumkern erfolgt sein musste. Es genügt, das Bild dieser Kernspindel mit demjenigen der Kernspindel in der vorgewölbten, noch ungetheilten Oogoniumanlage (Fig. 2, Taf. XVII) zu vergleichen, um dieser Schlussfolgerungen sicher zu sein. Es gelang nur einmal, auch eine Polansicht der ersten Kernplatte der Oogoniumspindel zu gewinnen, und zählte ich in derselben etwa 14 bis 16 Chromosomen. An manchen Stellen berührten sich die Chromosomen und war ihre Zahl, ob 14 oder 16, daher nicht sicher zu ermitteln. Auf den ersten Theilungsschritt des Oogoniumkerns (Fig. 7, Taf. XVII) folgt sofort ein zweiter (Fig. 8, Taf. XVII), ohne dass die Oogoniumanlage währenddessen merklich an Grösse zugenommen hätte. Die rasche Aufeinanderfolge dieser beiden Theilungsschritte erinnert an die auch sonst auf die Reduction der Chromosomenzahl im Pflanzenreich

rasch folgenden zweimaligen Theilungen. Was im Einzelnen sich hierbei an den Chromosomen abspielt, ist wegen der geringen Grösse derselben nicht zu ermitteln und dürfte wohl schwerlich mit voller Bestimmtheit noch zu ermitteln sein. Die vier Enkelkerne drängen sich im mittleren Theile des Oogoniums zusammen (Fig. 8, Taf. XVII). Sie behalten diese Lage zunächst bei, während das Oogonium an Grösse zunimmt (Fig. 9 *a* u. *b*, Taf. XVII). Hat es das doppelte Volumen im Verhältniss zu demjenigen vor der Viertheilung der Kerne etwa erreicht, so beginnen die vier Kerne auseinander zu weichen und ordnen sich tetraëdrisch an (Fig. 10 *a* u. *b*, Taf. XVII). Mit der Grössenzunahme des Oogoniums ist auch eine Vermehrung seines Inhalts verbunden. Das Cytoplasma des Oogoniums zeigt wabigen Bau (Fig. 10 *b*, Taf. XVII). In den Wänden der Waben, besonders aber in den Ecken, wo mehrere Wände derselben zusammenstossen, sind körnige Inhaltsstoffe, Mikrosomen, Physoden und Chromatophoren eingelagert. Besonders inhaltsreich erscheinen bei *Fucus serratus* die Wabenwände innerhalb des Raumes, der die vier Zellkerne trennt (Fig. 10 *b*, Taf. XVII). Daher kommt es, dass sich hier in den jungen Anlagen dieser Raum dunkler gelbbraun färbt und dass er in den frischen Anlagen dunkler erscheint. Die Wabenräume des Cytoplasma sind zum Theil mit einer ölartigen Substanz erfüllt, die aus den fixirten und tingirten Präparaten durch die Behandlung, der sie unterworfen waren, meist vollständig entfernt wurde.

Wichtig erscheint die Thatsache, dass nach der Viertheilung der Kerne, welche dem Reductionsvorgang der Chromosomenzahl in der Oogoniumanlage unmittelbar folgte, eine längere Ruhepause in diesen Kernen sich einstellt. Denn ihre Theilung, die zur Bildung von acht Eikernen führt, wird fast bis zu dem Augenblick hinausgeschoben, wo das Oogonium seine definitive Grösse erreicht hat und zur Eibildung schreiten soll. Dieses Verhalten lässt sich mit anderen Vorgängen bei den Pflanzen in Beziehung bringen. Die auf die Reduction der Chromosomenzahl folgende Viertheilung in der Oogoniumanlage von *Fucus* entspricht wohl den Vorgängen, die sich in den Sporenmutterzellen und den Pollenmutterzellen abspielen und die auch dort die rasche Viertheilung veranlassen. Die letzte der Eibildung unmittelbar vorangehende Zweitheilung der vier Kerne im Ei von *Fucus* scheint mir hingegen dieselbe Bedeutung zu haben wie die Kerntheilungen in den Antheridien und Archegonien der Bryophyten und Pteridophyten oder wie die Zweitheilung des

generativen Kerns im Pollenschlauch der Gymnospermen und Angiospermen. Doch ich komme auf diese Fragen am Schluss dieses Aufsatzes zurück.

Wie Oltmanns festgestellt hat[1]), gehen auch bei anderen Fucaceen, selbst solchen, die nur ein einziges Ei im reifen Oogonium bergen, aus der Theilung des ursprünglichen Oogoniumkerns und seiner Nachkommen acht Eikerne hervor. Nur vier oder zwei Kerne oder selbst nur ein einziger Kern werden aber zur Bildung befruchtungsfähiger Eier verwendet, die andern Kerne, denen „kein Protoplasma oder nur Spuren davon zugetheilt" wird, beseitigt. Dass diese beseitigten Kerne mit ihren Plasmaspuren als rudimentäre Eier zu deuten sind, hat Oltmanns schon richtig erkannt.

Die Vorgänge, welche bei *Fucus* in den theilenden Kernen sich abspielen und deren Theilung begleiten, habe ich vollständig in der Keimpflanze von *Fucus* studirt, während es nicht möglich war, alle Stadien innerhalb der Oogonien zu erlangen, in den Antheridien andererseits die Kleinheit der Theilungsfiguren deren eingehendes Studium erschwerte. Ich komme somit auf die Kerntheilung bei Schilderung der Keimlinge eingehend zurück, kann aber den Vorgang wegen bestimmter Erscheinungen, die nur in den Oogonien sich abspielen, hier nicht ganz übergehen. — Sobald die vier nach der Reduction erzeugten Kerne innerhalb der Oogoniumanlage auseinander gerückt sind, sieht man dieselben sich ellipsoidisch strecken. An den Enden dieser Ellipsoide sammelt sich nun plasmatische Substanz an. Bei *Fucus serratus* geschieht dies augenscheinlich auf Kosten jener Substanzmassen, welche in den Wabenwänden zwischen den Kernen angesammelt waren. Denn diese Wabenwände werden jetzt inhaltsärmer und es büsst der Raum zwischen den Kernen seine höhere Tinctionsfähigkeit ein. Die Kerne beginnen dann an ihren verschmälerten Enden sich zuzuspitzen und zugleich fängt dort in dem angesammelten Cytoplasma eine strahlige Anordnung kenntlich zu werden an. Wo der Schnitt ganz median einen in diesem Zustande befindlichen Kern traf, war auch schon an seinen Polen, als Mittelpunkt der Strahlung, je ein punktförmiges Centrosom[2]) zu erkennen (Fig. 11*b*, Taf. XVII). Ein solches Centrosom tritt uns auch deutlich im Mittelpunkt derjenigen Strahlenfiguren entgegen, die in der Pol-

1) Beiträge zur Kenntniss der Fucaceen. Bibl. Bot., Heft 14, p. 82 ff., 1889.

2) Auf die Terminologie dieser Gebilde komme ich in dem folgenden Aufsatze zurück.

ansicht vorliegen (in der Fig. 11*b* oben, Taf. XVII). Erst im Mittelpunkt der Strahlensysteme kann man in den Oogoniumanlagen von *Fucus* das Centrosom unterscheiden und muss es daher unentschieden lassen, ob es hier zuvor schon existirte und welches seine Schicksale waren. Auch pflegen die beiden von den Strahlungen gebildeten Sonnen in den Oogonien von *Fucus* erst in ihrer definitiven Lage an den Kernen sichtbar zu werden, sie lassen sich nicht etwa schon zuvor in seitlicher Lage an diesen Kernen unterscheiden. Die Strahlungen prägen sich alsbald schärfer und reiner aus (Fig. 12, 13, 14, Taf. XVII). In besonders günstigen Fällen gelingt es, bei Anwendung des Orangeverfahrens die Polstrahlungen violett zu färben, während das übrige Cytoplasma braun erscheint. Nun lassen sich die einzelnen Strahlen in den Wabenwänden sicher verfolgen. Sie enden da an der Kante einer Wabe oder auch wohl im Anschluss an ein Chromatophor oder an andere körnige Gebilde. Die Substanz der Strahlen erscheint homogen, doch ist zwischen letzteren körnige Substanz vertreten, die dem braun sich färbenden Cytoplasma angehört und eine Ansammlung desselben bedeutet. Bei vollkommener Ausgestaltung der Sonnen sind die Strahlen um das Centrosom verschmolzen und bilden eine homogene Centrosphäre, in deren Mitte das Centrosom liegt (Fig. 14, Taf. XVII). In diesem Falle kann kein Zweifel darüber bestehen, dass diese Centrosphäre kein besonderes Gebilde ist und nur dieser Verschmelzung der Strahlen ihre Entstehung verdankt. Sie ist auch während der Differenzirung der Sonnen nicht gleich abgesetzt, die Strahlen sind dann vielmehr bis an das Centrosom zu verfolgen (Fig. 12*b*, 13, Taf. XVII). Die Strahlen hören in manchen Präparaten in annähernd gleicher Entfernung von dem Centrosom auf, so dass der äussere Umriss der Aster scharf von dem umgebenden Cytoplasma absetzt (Fig. 14, Taf. XVII). Während bei Anlage der Sonnen die zugespitzte Kernseite bis an die Centrosomen zu verfolgen war und gleichsam ihren Abschluss in denselben fand (Fig. 12*b*, 13, Taf. XVII), kann man sie dort später nicht mehr deutlich unterscheiden. Das ist dadurch bedingt, dass die Wandung an den zugespitzten Kernenden immer dünner und schliesslich fast unkenntlich wird. Dann ist es, als wären die beiden Kernspitzen nur von einem aus Strahlen bestehenden Mantel umhüllt. Dass die Strahlen hier aus jener Substanz, die ich als Kinoplasma bezeichnet habe, bestehen, brauche ich nicht weiter zu motiviren. Dass ihre besondere Färbung hier gelingt, lässt die Bilder besonders instructiv erscheinen. Das wabige Cytoplasma gehört in die

Kategorie der von mir als Trophoplasma unterschiedenen Substanz. Ihm kommt wabiger Bau zu, während das Kinoplasma Fadenstructur zeigt. In den Präparaten, welche die Kinoplasmastrahlungen in schön violetter Färbung aufweisen, zeigt auch die Kernwandung oft deutlich diese Färbung. Während der Ruhestadien der Kerne war in der Oogoniumanlage das Kinoplasma durch besondere Färbung nicht hervorzuheben; es so zu färben gelingt erst bei seiner zur Zeit der Kerntheilung erfolgten Activirung. Der mit den Astern abschliessende Kern erscheint gleichsam mit diesen in dem wabigen Trophoplasma eingeankert. Auch in Oogonienkernen von *Fucus* schwindet, wie in anderen pflanzlichen Objecten, das grosse Kernkörperchen des Kerns erst zur Zeit der Spindelbildung. Die Spindel (Fig. 17, Taf. XVII) zeigt noch immer sehr schöne Polstrahlungen, im Gegensatz etwa zu den Kernen von *Pellia epiphylla*, bei denen ich die Sonnen an den fertigen Spindeln schwinden sah[1]). Wiederholt fand ich Schnitte, welche mir die Kernplatte dieser Spindeln in Polansicht zeigten, und es war oft mit Sicherheit möglich 16 Chromosomen abzuzählen (Fig. 20, Taf. XVII). Sobald die Theilung der vier Oogoniumkerne vollendet ist und die acht Eikerne sich gleichmässig in dem Cytoplasma der Anlage vertheilt haben, beginnt die Bildung der Scheidewände, welche die acht Eier von einander trennen sollen. An den einzelnen Eikernen ist von den Centrosomen jetzt nichts mehr zu erkennen, und auch das Kinoplasma ist in dem wabigen Trophoplasma nicht mehr zu unterscheiden. Die Verbindungsfäden zwischen den Tochterkernen werden hier ebenso wenig wie in den früher von mir studirten Sphacelariaceen[2]) vermehrt und bei der Bildung der Scheidewände verwerthet. Vielmehr entstehen die Scheidewände in dem wabigen Trophoplasma, dessen Waben sich entsprechend anordnen, um aus ihren Wänden fortlaufende Plasmaschichten herzustellen. Dass die sich bildenden Hautschichten, welche die Eier von einander trennen sollen, aus Trophoplasma hervorgehen, wird durch diese ihre Entstehung in den Wabenwänden des Trophoplasma noch nicht erwiesen. Ja, manche Erscheinung sprach hier dafür, dass dem nicht so sei. Ich beobachtete nämlich wiederholt in den Plasmalamellen, welche den neuen Hautschichten den Ursprung geben sollten, kleine, dicht aneinander schliessende Körner, die bei günstiger Anwendung des Orange-Verfahrens violett

---

1) Karyokinetische Probleme. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXVIII, p. 177.
2) Schwärmsporen, Gameten etc. Histol. Beitr., Heft IV, 1892, p. 56.

gefärbt erschienen (Fig. 22, Taf. XVII). Dort, wo die Hautschicht bereits erzeugt und eine Spaltung derselben erfolgt war, zeigten sich diese einfachen Körnchenplatten in zwei Platten entsprechend kleinerer Körnchen getrennt (Fig. 22, Taf. XVII). An den Stellen beginnender Trennung waren die Körnchen zunächst durch ganz feine, weiterhin schwindende Fäden verbunden. Jedes Körnchen hatte sich augenscheinlich in zwei Körnchen durchschnürt und eine letzte Verbindungsbrücke zwischen je zwei Körnchen schliesslich zu einem feinen Faden gedehnt. Ausnahmsweise lag mir einmal ein Fall wie in Fig. 21, Taf. XVII vor, wo die Bildung der Zellplatten sich im ersten Anfangsstadium befand und eine Anzahl relativ grosser Körnchen sich in und an der Bildungsstätte angesammelt und bei dem Orange-Verfahren sich schon violett gefärbt hatte. So lag es wohl nahe, auch ohne sich durch die Phantasie allein leiten zu lassen, eine gewisse Beziehung jener in der braunen Umgebung violett gefärbten Substanz zu der Hautschichtbildung anzunehmen. Ebenso wie jene Substanz erscheinen in den nämlichen Präparaten die Kernkörperchen gefärbt und in anderen Präparaten ähnlich auch das Kinoplasma. Dass ich extranucleare Nucleolen, beziehungsweise eine wie Nucleolen sich färbende Substanz auch an anderen Objecten öfters an Orten der Zellplattenbildung angetroffen habe, gab ich wiederholt schon an[1]). Die Structur der Zellplatten in den Oogonien von *Fucus* erinnert an die Zellplatten, welche in Verbindungsfäden angelegt werden, wo die Körnchen beziehungsweise stäbchenförmigen Gebilde, aus denen die Zellplatte zusammengesetzt erscheint, der äquatorialen Anschwellung der Verbindungsfäden ihren Ursprung verdanken. Das Bild, welches mir die Zellplatten in den Oogonien von *Fucus* darboten, erinnerte mich andererseits auch an eine vor zwanzig Jahren bei lebenden Spirogyren gemachte Beobachtung. Ich verfolgte damals das Wachsthum der freien Enden solcher Zellen des Fadens, welche sich kurz zuvor von einander getrennt hatten und die nunmehr in starkem Wachsthum an dem befreiten Ende begriffen waren. Die Hautschicht an solchen Enden zeigte sich aus einer einfachen Schicht stäbchenförmiger, dicht aneinander gedrängter, senkrecht gegen die Aussenwand orientirter Elemente aufgebaut[2]). Der Nachweis, dass die äusseren Hautschichten pflanzlicher Protoplasten der Ver-

1) Karyokinetische Probleme. l. c., p. 194.
2) Ueber Zellbildung und Zelltheilung, I. Aufl., 1875, p. 61.

schmelzung radial orientirter Stäbchen ihren Ursprung verdanken, würde nicht ohne physiologische Tragweite sein. Spricht doch so vieles dafür, dass die Richtungsreize von der Hautschicht des Cytoplasmas aufgenommen werden [1]). Hierfür erscheint aber die eben angenommene Structur der Hautschicht sehr geeignet. Die Beobachtung bei *Fucus*, dass die Stäbchen der sich spaltenden Zellplatte durchgeschnürt werden und dabei ihre Einschnürungsstelle sich schliesslich in einen feinen Faden streckt, regte in mir die Frage an, ob nicht etwa die Verbindungsfäden der Protoplasten in den Membranen der Pflanzen solchen Ursprung hätten. Doch dies sei hier zunächst nur als Annahme hingestellt, die zu weiterer Untersuchung anregen mag. Im Anschluss an eine solche Untersuchung wird auch erst endgültig festzustellen sein, in welchem Verhältniss die Anlage der pflanzlichen Zellmembran zu dem Spaltungsvorgang der Zellplatte steht.

Die Entleerung der Eier aus den Oogonien von *Fucus* hatte ich vor Jahren an lebendem Material eingehend studirt. Ich glaube hier auf meine diesbezügliche Schilderung [2]), sowie auf die zuvor schon durch J. Behrens veröffentlichte hinweisen zu dürfen [3]). Die befreiten Eier runden sich ab; sie sind ohne Membran, bräunlich gefärbt, undurchsichtig, lassen immerhin den Zellkern als helle Stelle in ihrer Mitte erkennen.

Die Entwickelungsvorgänge der Antheridien habe ich im Besonderen bei *Fucus platycarpus* verfolgt, wo ja die Conceptacula beide Geschlechter vereinigen. Doch zog ich auch die getrenntgeschlechtlichen Arten, *Fucus serratus* und *Fucus vesiculosus* in Vergleich. Der Bau der sich verzweigenden Fäden, welche als letzte Glieder die Antheridien erzeugen, sowie der Antheridien selbst, ist seit Thuret genau bekannt [4]). Ich habe zahlreiche Kerntheilungen in den Antheridialfäden und den Antheridien selbst verfolgen können und darf auf Grund meiner Beobachtungen annehmen, dass die Reduction der Chromosomenzahl im Antheridium bei Eintritt des ersten Kernes desselben in die Prophasen erfolgt. Freilich ist hier eine Zählung der Chromosomen, der Kleinheit des Objectes wegen, vornehmlich aber auch, weil die Chromosomen in der Kern-

1) Vergl.: Noll in Strasburger, Noll, Schenck und Schimper, Lehrb. d. Bot., II. Aufl., p. 218, und Noll, Het. Induct., p. 52.

2) Bot. Practicum, II. Aufl., 1887, p. 398.

3) Befruchtungsvorgänge bei *Fucus vesiculosus*. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., 1886, p. 98.

4) Etudes Physiologiques, 1878, p. 27.

platte sich seitlich berühren, ausgeschlossen. Auffallend ist der Unterschied, den die Färbung des Cytoplasmas der Antheridiumanlage und der Oogoniumanlage innerhalb desselben Conceptakels zeigt. Das Cytoplasma der Antheridiumanlage tingirt sich in mehr rothvioletten Tönen. Vielfach glaube ich constatirt zu haben, dass das Cytoplasma der Antheridiumanlage vorwiegend Fadenstructur besitzt. Es scheint vornehmlich aus Kinoplasma zu bestehen, das Trophoplasma in demselben gegen das Kinoplasma bedeutend zurückzustehen. Die Zweitheilungen der Kerne in den Antheridien liefern im Resultat 64 Spermakerne und aus diesen 64 Spermatozoiden[1]). Ob eine Ruhepause in der Kerntheilung nach Bildung der vier ersten Kerne sich einstellt, konnte ich nicht bestimmt entscheiden. Die Zahl der Theilungen in den Antheridien erweist sich auch in diesem Falle, wie in so vielen anderen Fällen, als viel grösser wie diejenigen in den Oogonien, ein neuer Beweis unter zahlreichen, dass nicht die Zahl der erfolgten Theilungen, sondern nur die Bedingungen, unter welchen diese Theilungen erfolgen, über die Befruchtungsbedürftigkeit des erzeugten Productes entscheidet.

Wie aus früheren Untersuchungen hinlänglich bekannt ist, wird die Vermehrung der Kerne in den Antheridien von *Fucus* auch von einer Vermehrung der Chromatophoren begleitet, deren Färbung in frischem Zustande aber immer schwächer wird, und die damit immer schwieriger zu unterscheiden sind. Endlich gruppiren sich Zellkerne und Chromatophoren paarweise im Antheridium und erhält jedes Spermatozoid bei seiner Abgrenzung ein oder selten zwei Chromatophoren. Der Kern bildet die Hauptmasse des Spermatozoids. Dieser Kern wird von einem Plasmamantel umhüllt, in welchem der Chromatophor liegt. Ausserdem ist das Spermatozoid an seiner Peripherie mit dem bekannten gelben Fleck und den beiden seitlich inserirten Cilien versehen, von denen die eine nach vorn, die andere nach hinten gerichtet erscheint[2]).

Das lebende Material noch einmal während des Befruchtungsvorgangs zu untersuchen, schien mir nach den eingehenden Beobachtungen, die ich vor Jahren vorgenommen hatte[3]), überflüssig.

1) J. Behrens, Befruchtungsvorgänge bei *Fucus vesiculosus*. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., 1886, p. 94.

2) Vergl. im Uebrigen: Thuret, l. c.; Schmitz, Chromatophoren der Algen, p. 122; J. Behrens, l. c.; E. Strasburger, l. c., p. 397.

3) l. c., p. 400 ff.

wo während der Spindelbildung die ganze Polstrahlung schwindet[1]). Da wird ganz augenscheinlich das an den Polen angesammelte Kinoplasma zur Spindelbildung mit verwendet. — Bemerkt sei hier, dass die Kernspindel, die in der Fig. 35, Taf. XVIII abgebildet ist und die ich als letztes Beispiel herangezogen habe, nicht dem Keimkern, sondern einem seiner Tochterkerne den Ursprung verdankte, was aber an dem in Betracht kommenden Bilde nichts ändert. So auch ist die Kernspindel in Fig. 36, Taf. XVIII eines solchen Ursprungs, nicht minder die Kernplatte, die in Fig. 37, Taf. XVIII in Polansicht vorliegt.

Ganz auffällig ist die Aehnlichkeit, welche diese, die vorausgehenden und die folgenden Bilder mit denjenigen in thierischen Eiern haben. Man vergleiche meine Abbildungen mit denjenigen etwa auf Taf. II, im III. Theile von Flemming's Beiträgen zur Kenntniss der Zelle, wo die Befruchtung und Theilung der Echinodermen-Eier dargestellt ist[2]). Nicht äusserlich nur gleicht somit das *Fucus*-Ei den thierischen Eiern, und nicht allein auf äussere Vorgänge beschränken sich die Aehnlichkeiten bei der Befruchtung. Da bestimmen die äusseren Aehnlichkeiten eben correlativ auch die innere Uebereinstimmung und wir stehen an entlegenen Orten des organischen Reiches Analogien gegenüber, die wohl durch besondere Grundeigenschaften des lebendigen Substrats bedingt werden.

In den Kernplatten der *Fucus*-Keimlinge lässt sich feststellen, dass die Zahl der Chromosomen mit grosser Wahrscheinlichkeit 32 beträgt. Sie ist somit doppelt so gross wie in den Kernen des Oogoniums. Dass diese Doppelzahl der Chromosomen im Fucaceen-Thallus dauernd erhalten bleibt, wird von Farmer und Williams bereits angegeben[3]). Die in Fig. 38, Taf. XVIII in der Polansicht und in Fig. 39, Taf. XVIII in schräger Ansicht dargestellten Kernplatten gehörten allem Anschein nach dem Keimkern an. In Fig. 40, Taf. XVIII ist die Spindel eines Keimkerns zu sehen, der die Längsspaltung der Chromosomen aufweist. Dies für eine thallophyte Pflanze so sicher feststellen zu können, war mir nicht ohne Werth. Das Auseinanderweichen der Tochterchromosomen vollzieht sich in gewohnter Weise (Fig. 41, 42, Taf. XVIII), wobei

1) Karyokinetische Probleme. l. c., p. 175.
2) Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. XX. 1881.
3) l. c., p. 486.

Bei der geringen Durchsichtigkeit der Eier war von dem Eindringen des Spermatozoids und von seinem Verhalten im Innern des Eies am lebenden Object nichts zu erkennen. Daher beschloss ich, meine Untersuchungen auf fixirtes und in entsprechend dünne Schnitte zerlegtes Material zu beschränken.

Ich verfügte über befruchtete Eier von *Fucus serratus* und *Fucus vesiculosus*, die $2^1/_2$, 5, $7^1/_2$ und 10 Minuten, beziehungsweise 3, 6 und 9 Minuten nach der Befruchtung fixirt worden waren, dann über Eier, deren Fixirung nach 10, 20 und 50 Minuten erfolgte, endlich über solche, deren Fixirung man erst nach 16 und 24 Stunden und nach $2^2/_3$ Tagen vornahm. Die Fixirung wurde zum Theil mit 1 % Chromsäure in Seewasser, zum Theil mit der, auch von Farmer empfohlenen, stärkeren, mit Seewasser verdünnten Flemming'schen Lösung vorgenommen. Die Vermischung der Geschlechtsproducte fand erst nach der Befreiung der Spermatozoiden und der Eier statt, und für den normalen Verlauf der Befruchtung sprach die meist direct constatirte Rotation, in welche die Eier durch die Spermatozoiden versetzt wurden.

Farmer und Williams geben an, dass fünf Minuten nach der Vermischung der Geschlechtsproducte die Spermatozoiden schon in zahlreiche Eier eingedrungen sind. Sie erscheinen im Innern derselben als abgerundete, sich intensiv färbende Körper, unähnlich darin der Mehrzahl der bisher verfolgten thierischen Spermatozoen, die im Eiinnern von einem System von Radien begleitet werden. Wenn der Spermakern sich in der Nähe des Eikerns befindet, gleicht er an Grösse dem Nucleolus derselben. Rasch breitet er sich wie eine Kappe über einem Theil des Eikerns aus und zeigt nunmehr ein weniger homogenes Aussehen wie zuvor. Dann nehmen Eikern und Spermakern ein körniges Aussehen an und verschmelzen miteinander, worauf sie nicht mehr im Keimkern zu unterscheiden sind. Noch vor Ablauf von zehn Minuten nach Zusatz der Spermatozoiden zu den Eiern ist diese Verschmelzung vollzogen[1]). — Diese Schilderung des Vorgangs trifft durchaus zu und habe ich ihr nichts Wesentliches hinzuzufügen. Ich halte es mit Farmer und Williams für ausgemacht, dass der Spermakern bis zum Eikern vordringt, ohne dass eine Strahlung an demselben sichtbar werde. Da die nämlichen Lösungen, die zum Fixiren der befruchteten Eier Verwendung fanden, an den in Theilung eintretenden Keim-

1) l. c., p. 483.

kernen die Strahlungen sichtbar machen, so ist die Annahme ausgeschlossen, es sei das Fehlen der Strahlenfiguren während der Befruchtung der Einwirkung der Fixation zuzuschreiben. Hält man sich einfach an das durch die Präparate Gebotene, so ist über die vom Spermatozoid eingeführten Substanzen nur so viel anzugeben, dass sie aus dem Spermakern und der denselben umhüllenden Protoplasmamasse bestehen. Hat unsere Fig. 2*d*, Taf. XVII eine richtige Deutung gefunden, so würde der Cytoplasmaleib des Spermatozoiden, wenigstens seiner Hauptmasse nach, gleich bei seinem Eintritt in das Ei sich mit dem Cytoplasma desselben vereinigen, und nur der Spermakern seine Wanderung weiter fortsetzen. Dass diese Wanderung sich ausserordentlich rasch, im Verhältniss zu den im Thierreich beobachteten Vorgängen gleicher Art vollzieht, ist von Farmer und Williams bereits angegeben worden. Während man zahlreiche Schnitte findet, welche den Spermakern in Contact mit dem Eikern zeigen, gelingt es nur ganz ausnahmsweise ihn auf der Wanderung fixirt anzutreffen. Es ist ja freilich nicht eben leicht, diesen kleinen Spermakern zwischen den Chrommatophoren des Eies zu erkennen, immerhin kann darüber kein Zweifel bestehen, dass die Fälle, welche den Spermakern auf seiner Wanderung fixirt zeigen, sich nur äusserst selten darstellen. Um die Zeit, wo die Befruchtung des Eies und die Wanderung des Spermakerns im Ei sich vollzieht, zeigen die Waben des Eies deutlich radiale Anordnung, und auch die Chromatophoren innerhalb der Wabenwände folgen vorwiegend dieser Richtung. Trifft man einen Spermakern auf der Wanderung im fixirten Zustande, so zeigt er eine stumpf kegelförmige Gestalt, wobei der Scheitel des Kegels gegen den Eikern gerichtet ist (Fig. 24*a* u. *b*, Taf. XVIII). Es hat den Anschein, als vollziehe sich die Wanderung innerhalb der Wabenwände. Der Spermakern erscheint fast homogen, in den Präparaten sehr dunkel gefärbt. Dieses rein homogene stark lichtbrechende Aussehen stimmt mit dem Aussehen des Körpers pflanzlicher Spermatozoiden bei Characeen, Bryophyten und Pteridophyten überein. Ist der Spermakern an den Eikern gelangt, so wird der Grössenunterschied beider besonders auffällig (Fig. 25, Taf. XVIII). Wie Farmer und Williams schon angeben, ist der Spermakern nicht grösser als das Kernkörperchen des Eikerns. Dafür freilich erscheint der Eikern sehr locker gebaut und das Chromatin, das er enthält, ist der Färbung nach, die es annimmt, nur sehr gering. Welche Kräfte den Spermakern nach dem Eikern führen, ist dem Aussehen der

Präparate nicht zu entnehmen. Von besonderen zwischen beiden etwa ausgespannten Kinoplasmafäden ist wenigstens in den Präparaten nichts zu erkennen. Sobald der Spermakern in Contact mit dem Eikern gekommen ist, verschmilzt er mit demselben (Fig. 26, Taf. XVIII). Er flacht sich dabei ab zu einer linsenförmigen Scheibe (Fig. 27, Taf. XVIII), die zunächst noch ganz dicht, alsbald bei gleichmässiger Grössenzunahme eine beginnende Sonderung in dichte und weniger dichte Partien erkennen lässt (Fig. 28*b*, Taf. XVIII). Diese Sonderung wird besonders gut sichtbar, wenn der Schnitt einen Spermakern von der Fläche gestreift hat. So in der Fig. 29, Taf. XVIII, die bei verschiedenen Einstellungen gezeichnet wurde, um den an der Oberfläche befindlichen Spermakern und gleichzeitig die innere Structur des Eikerns und dessen Kernkörperchen zur Anschauung zu bringen. Man kann jetzt bereits erkennen, dass im Spermakern ein fadenförmiges Gerüst sich aus vorhergehendem Zustande herausdifferenzirt. Dies zeigt auch die Seitenansicht in Fig. 30, Taf. XVIII. In dem Maasse als der Spermakern an Grösse zunimmt, prägt sich seine Fadenstructur aus und verwischt sich die Grenze gegen den Eikern immer mehr. Aus der Anordnung der Schlingen des Kernfadens lassen sich die Bestandtheile der beiden Kerne immerhin noch unterscheiden, wenn der Schnitt ihre ursprüngliche Trennungsfläche senkrecht traf. Geraume Zeit nach der Vereinigung der beiden Geschlechtskerne bildet sich in dem vom Spermakerne stammenden Abschnitt ein Kernkörperchen aus. Dieses Kernkörperchen pflegt an Grösse, an Schärfe des Umrisses und an Intensität der Färbung dem Kernkörperchen des Eikerns nachzustehen; doch braucht das nicht immer so zu sein. Ob in allen Fällen der vom Spermakern stammende Abschnitt mit Kernkörperchen versehen wird, kann ich nicht entscheiden. Unter allen Umständen ist diese Erscheinung aber häufig (Fig. 31, Taf. XVIII).

In den von Farmer und Williams beobachteten Fällen mussten ca. 24 Stunden verfliessen, bevor der Keimkern der befruchteten Eier sich zur Theilung anschickte. Diese Zeit mag je nach Umständen schwanken und vor Allem von den herrschenden Temperaturperioden abhängig sein. Befruchtete Eier von *Fucus serratus* aus Helgoland, die im Januar 1896 für mich nach $2^2/_3$ Tagen fixirt worden waren, zeigten die Keimanlagen grösstentheils noch einzellig mit noch ruhenden Kernen und solchen in allen Stadien der Vorbereitung zur Theilung, ausserdem dreizellige und ganz ausnahmsweise auch schon vierzellige Anlagen. Die nach 16 und

24 Stunden fixirten Anlagen verriethen noch keine Spur von Theilung, ja es lag mir auch ein anderes nach $2^1/_2$ Tagen fixirtes Material vor, das richtig befruchtet war, die Eier mit Zellmembran umhüllt zeigte und doch nur ruhende Kerne enthielt.

Von Strahlung war am Spermakern von *Fucus* während seiner Wanderung zum Eikern und seiner Verschmelzung mit diesem also nichts zu erkennen. Das schloss die Möglichkeit nicht aus, dass durch den Spermakern ein Centrosom in das Ei eingeführt werde. Diese Annahme lag auf Grund des Vergleichs mit thierischen Objecten nahe, doch suchte ich nach dem Centrosom vergeblich. Manchmal glaubte ich in der That Gebilde am Spermakern zu erkennen, die wie Centrosomen aussahen, auch schien es mir, als seien sie in Zweizahl vorhanden und als nähmen sie zwei entgegengesetzte Punkte am Spermakern während seiner Verschmelzung mit dem Eikern ein; weiter macht es den Eindruck, als blieben sie an der Oberfläche des Keimkerns an Stellen liegen, welche der Verschmelzungsgrenze der beiden Geschlechtskerne entsprechen; ich zeichnete solche Bilder, kam aber nicht zu einer objectiven Werthschätzung derselben. Sicher konnte ich die beiden Centrosomen erst unterscheiden, wenn der Keimkern in die Anaphasen der Theilung trat. Das Verhalten vieler Bilder war dann freilich so, dass ich geneigt bin, aus denselben auch auf die Einführung des Centrosoms durch den Spermakern in das Ei zu schliessen. In dieser Annahme bekräftigen mich die bei den späteren Theilungsvorgängen im Ei zu schildernden Vorgänge. Für den Keimkern ist zunächst hervorzuheben, dass er vor Eintritt in die Prophase der ersten Theilung ganz wesentlich im Verhältniss zu der einstigen Grösse des Eikerns angeschwollen erscheint (Fig. 31, Taf. XVIII). Letzterer hat sich um das Maass des Spermakerns vergrössert, der allmählich zu den Dimensionen des früheren Eikerns herangewachsen ist und thatsächlich, soweit er sich als solcher noch unterscheiden lässt, auch denselben Bau wie der Eikern zeigt. Wo nun also in der Anordnung der Windungen der Kernfäden die einstige Grenze zwischen Spermakern und Eikern zu unterscheiden war, da liess sich auch ausnahmslos feststellen, dass die Centrosomen in ihrer Lage mit dieser Grenze zusammenfielen. Eine schwache seitliche Verschiebung zu Gunsten des Spermakerns war häufig zu constatiren, und falls, wie häufig, der einstige Spermakern an Grösse gegen den einstigen Eikern etwas nachstand, so hatte das auch eine entsprechende Verschiebung der beiden Centrosomen aus der Achse des Keimkerns zur Folge (Fig. 31,

Taf. XVIII). Auch an dem Keimkern in Fig. 32, Taf. XVIII) ist noch die einstige Grenze der beiden Geschlechtskerne zu unterscheiden, ungeachtet dieser Keimkern sich bereits ellipsoidisch streckte. Eine schwache einseitige Lage der Centrosomen ist an selben noch vorhanden und die Vertheilung der beiden ungleich grossen Kernkörperchen stützt die Deutung, die seinen beiden Hälften gegeben wird. Selbst die Fig. 33, Taf. XVIII, die einen Keimkern zeigt, in welchem die charakteristische Zuspitzung der Pole schon erfolgte, lässt noch etwas von der ursprünglichen Zusammensetzung dieses Kerns erkennen. — Die Verkürzung und Sonderung des Kernfadens in Segmente, die sich an der Kernwandung vertheilen, die gleichzeitige Differenzirung seiner Substanz in regelmässig aufeinander folgende, verschieden dichte und verschieden tingirbare Abschnitte war in der üblichen Weise festzustellen. Bei günstiger Tinction konnte ich wiederholt dann äusserst schön das Hineinwachsen der Spindelfasern von den Polen aus in das Kerninnere gegen die Chromosomen verfolgen (Fig. 34, Taf. XVIII). In gewöhnlicher Weise nahm in gleicher Zeit das Kernkörperchen, beziehungsweise die zwei Kernkörperchen (Fig. 34, Taf. XVIII), an Grösse ab, um völlig verschwunden zu sein, wenn die Spindelbildung vollendet war. Die Spindelfasern setzen an die Chromosomen an, und in solcher Befestigung werden letztere zur äquatorialen Kernplatte angeordnet. Die Spindel wird fertiggestellt, während die Kernwandung als solche an den Seiten der Figur deutlich zu unterscheiden ist (Fig. 35, Taf. XVIII), ein Beweis dafür, dass diese Spindelfasern auch sehr wohl von den Polen aus in einen Kern hineingewachsen sein können, der sich gegen die Umgebung scharf abgegrenzt zeigt. Es unterliegt in diesem Falle gar keinem Zweifel, und Herr Swingle bringt entsprechende Beweise auch für Sphacelariaceen, dass die Spindelfasern von den Polen aus hier in den Kernraum eindringen. Sie ergänzen sich in diesem Falle im Kerninnern nicht durch vorgebildete Fadenstructuren, vielmehr dient aller Wahrscheinlichkeit nach zu ihrem Wachsthum auch hier wieder die Nucleolarsubstanz. Die Nucleolen hatten sich nicht verändert, während die Differenzirung der Chromosomen sich vollzog, ihre Grössenabnahme fällt mit der Ausbildung der Spindelfasern, ihr Schwund mit der Fertigstellung derselben zusammen. Herr Swingle beobachtete während eines solchen Vorgangs bei Sphacelariaceen eine gleiche Abnahme der Polstrahlung; ähnliches scheint auch bei *Fucus*, wenn auch in weniger auffälliger Weise vorzuliegen, am auffälligsten ist die Erscheinung bei *Pellia*,

wo während der Spindelbildung die ganze Polstrahlung schwindet[1]). Da wird ganz augenscheinlich das an den Polen angesammelte Kinoplasma zur Spindelbildung mit verwendet. — Bemerkt sei hier, dass die Kernspindel, die in der Fig. 35, Taf. XVIII abgebildet ist und die ich als letztes Beispiel herangezogen habe, nicht dem Keimkern, sondern einem seiner Tochterkerne den Ursprung verdankte, was aber an dem in Betracht kommenden Bilde nichts ändert. So auch ist die Kernspindel in Fig. 36, Taf. XVIII eines solchen Ursprungs, nicht minder die Kernplatte, die in Fig. 37, Taf. XVIII in Polansicht vorliegt.

Ganz auffällig ist die Aehnlichkeit, welche diese, die vorausgehenden und die folgenden Bilder mit denjenigen in thierischen Eiern haben. Man vergleiche meine Abbildungen mit denjenigen etwa auf Taf. II, im III. Theile von Flemming's Beiträgen zur Kenntniss der Zelle, wo die Befruchtung und Theilung der Echinodermen-Eier dargestellt ist[2]). Nicht äusserlich nur gleicht somit das *Fucus*-Ei den thierischen Eiern, und nicht allein auf äussere Vorgänge beschränken sich die Aehnlichkeiten bei der Befruchtung. Da bestimmen die äusseren Aehnlichkeiten eben correlativ auch die innere Uebereinstimmung und wir stehen an entlegenen Orten des organischen Reiches Analogien gegenüber, die wohl durch besondere Grundeigenschaften des lebendigen Substrats bedingt werden.

In den Kernplatten der *Fucus*-Keimlinge lässt sich feststellen, dass die Zahl der Chromosomen mit grosser Wahrscheinlichkeit 32 beträgt. Sie ist somit doppelt so gross wie in den Kernen des Oogoniums. Dass diese Doppelzahl der Chromosomen im Fucaceen-Thallus dauernd erhalten bleibt, wird von Farmer und Williams bereits angegeben[3]). Die in Fig. 38, Taf. XVIII in der Polansicht und in Fig. 39, Taf. XVIII in schräger Ansicht dargestellten Kernplatten gehörten allem Anschein nach dem Keimkern an. In Fig. 40, Taf. XVIII ist die Spindel eines Keimkerns zu sehen, der die Längsspaltung der Chromosomen aufweist. Dies für eine thallophyte Pflanze so sicher feststellen zu können, war mir nicht ohne Werth. Das Auseinanderweichen der Tochterchromosomen vollzieht sich in gewohnter Weise (Fig. 41, 42, Taf. XVIII), wobei

1) Karyokinetische Probleme. l. c., p. 175.
2) Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. XX. 1881.
3) l. c., p. 486.

aber die zurückbleibenden Verbindungsfäden wenig zahlreich sind und sich bald auf nur wenige beschränkt zeigen (Fig. 44, Taf. XVIII). Diesem Umstande muss jedenfalls zugeschrieben werden, dass im Gegensatze zu den bei den höheren Pflanzen sich abspielenden Vorgängen die beiden Tochterkernanlagen hier so bedeutend auseinanderweichen und die ganze Theilungsfigur sich dermassen streckt. Dort wo zahlreiche Spindelfasern als Verbindungsfäden zurückbleiben, fixiren sie die beiden Kernpole in ihrer Lage und schaffen die Widerstände für die sich contrahirenden Spindelfasern, welche die Tochterchromosomen nach den Polen ziehen[1]). Hier hingegen werden diese Stützen durch die im Trophoplasma eingeankerten Keimplasmaastern geschaffen, und deren Lage im Trophoplasma bestimmt die Orte, nach welchen die Tochterchromosomen hingelangen. Die beiden Arten entfernen sich nun während der Metakinese von einander und damit wird auch die Streckung der ganzen Theilungsfigur bedingt. Dass diese Anschauung die richtige ist, das lehrt so recht das Verhalten der sich theilenden Kerne in den Sporen von *Pellia*[2]). Dort werden die Zellplatten in den Verbindungsfäden erzeugt, demgemäss die Polstrahlungen in die Kernspindeln eingezogen, um die Zahl der Spindelfasern zu vermehren. An der Spindel finden die sich contrahirenden Spindelfasern hier demgemäss ihre Stütze, und die Tochterchromosomen weichen nur bis zu den Polen derselben auseinander. So hält *Pellia* in diesem ihrem Verhalten gewissermassen die Mitte zwischen den hier für *Fucus* geschilderten Vorgängen und den für Pteridophyten und Phanerogamen bekannten. Wenn bei *Pellia* die Tochterchromosomen die Pole der Kernspindel erreichten, tritt an diesen eine Strahlung von Neuem auf. Da hat die Kernspindel, soweit sie dem Vorgang des Auseinanderweichens der Tochterchromosomen als Stütze dienen sollte, ihre Aufgabe vollbracht, die Tochterkernanlagen werden durch die neu auftretenden Polstrahlen im Trophoplasma befestigt, während die Verbindungsfäden sich von den jungen Tochterkernen trennen, um sich zum äquatorialen Complex der Verbindungsfäden auszuweiten. Thatsächlich sind es auch bei Phanerogamen die jungen Tochterkernanlagen gewesen, an welchem man an Astern erinnernde Bilder be-

---

1) Aehnliche Vorstellungen über die Bedeutung der „Centralspindel“ bildeten sich Drüner (Jen. Zeitschr., Bd. 29, No. I, Bd. 29, 1894, p. 290, und H. Braus (ebendaselbst, Bd. 29, p. 456.)

2) Karyokinetische Probleme. l. c., p. 275.

obachtet hat. Doch ist es die Gradstreckung der an die Polseite der jungen Tochterkerne ansetzenden Keimplasmafäden, welche ein solches Aussehen den Bildern verleiht. Auch dort geschieht dies in dem Augenblicke, wo sich der Complex der Verbindungsfäden an der Gegenpolseite von den Tochterkernanlagen loszulösen hat.

Da ich die Tochterchromosomen in den *Fucus*-Keimlingen oft in Polansicht beobachtet habe (Fig. 43, 45, Taf. XVIII), so konnte ich auch deren Zählung vornehmen und fand sie denn auch übereinstimmend mit denjenigen in den Kernplatten der Spindeln. Hin und wieder habe ich aber auch sowohl in Kernplatten, wie auch in den jungen Tochteranlagen bedeutend mehr Chromosomen angetroffen. Die Zahl derselben schien mir auf etwa 50 zu steigen. Diese Erscheinung ist auf vorausgegangene ungewohnte Kernverschmelzungen zurückzuführen. Ich lasse es dahingestellt, ob nicht in vereinzelten Fällen mehr als ein Spermakern sich mit dem Eikern verband, sicher ist aber, dass ausnahmsweise Eier mit zwei, ja selbst drei Eikernen vorkommen und dass diese allem Anscheine nach schliesslich zur Vereinigung gelangen. Solche mit zwei und drei Kernen ausgerüstete Eier haben Farmer und Williams bereits beobachtet, und sie weisen mit Recht darauf hin[1]), dass seiner Zeit J. Behrens zweikernige Eier vor sich hatte, als er den Befruchtungsvorgang bei *Fucus* zu beobachten meinte. Das geht aus der Behrens'schen Beschreibung unzweifelhaft hervor[2]), denn wenn er in Eiern, die 5 bis 10 Minuten nach der Befruchtung fixirt worden waren, zwei Kerne sah von nur wenig verschiedener Grösse, so konnte unmöglich einer derselben der Spermakern sein, der zu dieser Zeit nur ein dichtes Gebilde von der Grösse eines Eikernkörperchens darstellen würde.

Meine *Fucus*-Studien waren zum grossen Theil in Angriff genommen worden, um mich über die Centrosomenfrage aufzuklären, und da ich meine Beobachtungen mit den Oogonien begann, so schien es zunächst, als sollten dieselben gegen ein Fortbestehen dieser Gebilde ausfallen. Die Sache nahm erst eine andere Wendung an, als ich die Kerntheilungen in den Keimanlagen zu untersuchen begann. Da fielen mir denn alsbald Astern in stark seitlicher Lage an den sich zur Theilung anschickenden Kernen auf. Die Bilder erinnerten mich lebhaft an meine früheren Wahr-

1) l. c., p. 483.
2) l. c., p. 102.

nehmungen bei Sphacelarien und freute ich mich daher sehr, als es Herr Swingle unternahm, die Sphacelarien auf diese Verhältnisse nochmals zu studiren und seinen Frühlingsaufenthalt in Neapel benutzte, um sich möglichst kunstgerecht fixirtes Untersuchungsmaterial zu beschaffen. Die Swingle'schen Untersuchungen der Sphacelarien gestatteten es in der That, in das Wesen der Centrosomen bei den Braunalgen noch tiefer als bei *Fucus* einzudringen und besonders über die Gestalt dieser Gebilde bei den Sphacelarien eine ganz sichere Vorstellung zu gewinnen.

An der Tochterkernanlage in den Keimlingen von *Fucus* bleibt die Strahlung zunächst sichtbar (Fig. 46, 47, Taf. XVIII), und inmitten derselben kann man das dunkler gefärbte Centrosom deutlich unterscheiden. Die Kernanlage erscheint hier zugespitzt, ähnlich wie in den Prophasen gesehen; das Ende der Zuspitzung wird von dem Centrosom eingenommen (Fig. 47, Taf. XVIII). An den besonders grossen Tochterkernanlagen, die aus der Theilung des Keimkernes hervorgehen (Fig. 48, Taf. XVIII), meint man oft im Mittelpunkte der Strahlung nicht ein einfaches Körnchen, sondern ein Stäbchen zu sehen, das zwei ungleich starke Anschwellungen an seinem Ende zeigt. Hierüber hat Herr Swingle bei den Sphacelarien bereits nähere Angaben gemacht. Die polare Zuspitzung der Kernanlage wird jetzt eingezogen und zugleich die Strahlung an jener Stelle undeutlich. Damit stellen sich auch bedeutende Schwierigkeiten im Nachweis der Centrosomen ein, und man könnte oft meinen, dieselben wären verschwunden. Doch an besonders dünnen und gut gefärbten Schnitten findet man sie wieder. Es hat augenscheinlich eine Theilung derselben stattgefunden und sie rücken an der Polseite des Tochterkerns auseinander (Fig. 49, 50, 51, 52, 53, Taf. XVIII). Ich hatte wiederholt den Eindruck, als sei ihre Vermehrung auf eine Längsspaltung des Stäbchens zurückzuführen und als würden bei Trennung der beiden Stäbchen ihre stärker angeschwollenen Enden einander zukehrt, die schwächer angeschwollenen von einander abwendet; doch blieben bei der Kleinheit des Objectes Täuschungen nicht ausgeschlossen. Die beiden Centrosomen erscheinen während ihres Auseinanderweichens der Kernwandung wie angeschmiegt und letztere an jenen Stellen oft wie eingedrückt. Doch auch hierüber geben die Swingle'schen Figuren vollkommenere Auskunft. Sobald die beiden Centrosomen in ansehnlichere Entfernung von einander gelangten, beginnt auch die Strahlung um dieselben wieder deut-

licher zu werden. Da fängt auch der Zellkern bereits an, in die Prophasen der Theilung zu treten.

Es unterliegt somit keinem Zweifel, dass in den Keimlingen von *Fucus* die Centrosomen die einzelnen Kerntheilungen überdauern und durch Theilung auseinander hervorgehen. Daraus möchte man den Schluss ziehen, dass es so auch in den Oogonien von *Fucus* sei, wo es nicht möglich ist, die Continuität der Centrosomen zu verfolgen. Das stützt auch weiter die Annahme, der Spermakern von *Fucus* führe ähnlich, wie dies bei Thieren angegeben wird, ein Centrosom mit sich in das Ei ein. Diesen Rückschlüssen liesse sich etwa nur entgegenhalten, dass in den Keimlingen von *Fucus* die Centrosomen nur deshalb als solche erhalten bleiben und durch Theilung vermehrt werden, weil die Kerntheilungen rasch aufeinander folgen, dass sie hingegen auch bei *Fucus* dort schwinden, wo längere Ruhepausen die Kerntheilungen trennen. Doch dagegen kann wiederum geltend gemacht werden, dass es auch in den Keimlingen von *Fucus* sehr schwer hält, zur Zeit, wo die Strahlung an dem Tochterkern unkenntlich wird, die Centrosomen nachzuweisen, diese ungeachtet dessen dort vorhanden sind. Auch ist weiter zu erinnern, dass es in thierischen, mit entsprechenden Centrosomen ausgestatteten Zellen, vielfach sicher gelang, die Centrosomen auch während der völligen Kernruhe nachzuweisen.

Es dürfte nicht ohne Interesse sein, daran zu erinnern, dass unbefruchtete *Fucus*-Eier ausnahmslos zu Grunde gehen, sich aber in vereinzelten Fällen, nach Thuret[1]), mit einer Membran umkleiden und zu unregelmässigen, stellenweise verzweigten Schläuchen auswachsen.

Die von Thuret bei zahlreichen Arten der Fucaceen versuchten Bastardbefruchtungen blieben erfolglos, ausgenommen wenn Eier von *Fucus vesiculosus* mit Spermatozoiden von *Fucus serratus* versetzt wurden[2]). Umgekehrt ist hingegen auch in diesem Falle die Befruchtung nicht zu erzielen.

Halten wir uns an die bei *Fucus* während der Befruchtung gemachten Wahrnehmungen, so lassen diese wohl die Möglichkeit zu, dass ein Centrosom durch den Spermakern dem Eikern zugeführt werde, nicht aber, dass dieses für grössere Kinoplasmamassen der Fall sein könnte. Der Körper der Spermatozoiden hat überhaupt

1) Etudes physiologiques, p. 32.
2) l. c., p. 33.

eine sehr geringe cytoplasmatische Hülle um den Zellkern aufzuweisen, und allem Anscheine nach verschmilzt diese mit dem Cytoplasma des Eies schon in der Peripherie desselben. Dass der Spermakern von einer besonderen Kinoplasmahülle auf seiner Wanderung zum Eikern begleitet sein sollte, erscheint fast ausgeschlossen. Keinesfalls ist von einer solchen Hülle etwas zu bemerken und dieselbe durch Tinction sichtbar zu machen. Andererseits ist die Menge des die Strahlungen am Keimkern bildenden Kinoplasmas eine relativ nicht geringe. Dass sie ihrer ganzen Masse nach dem Spermatozoid entstammen sollte, ist nicht möglich.

Die beiden Pole werden in den Anaphasen am Keimkern so vertheilt, dass eine Längshälfte desselben als väterlichen, die andere als mütterlichen Ursprungs gelten muss. Ist die Kernspindel ausgebildet, so lässt sich die Verschiedenheit des Ursprungs an derselben nicht mehr erkennen. Ebensowenig sind in den Tochterkernen des Keimkerns Anordnungen zu bemerken, welche auf ihre doppelte Herkunft hindeuten könnten. Wohl aber führen die Kerne der Keimanlagen von *Fucus* vielfach zwei Kernkörperchen, die durch diese ihre Zahl an die beiden Kernkörperchen erinnern, die man so häufig im Keimkern antrifft.

Erklärung der Abbildungen.

Die Figuren sind entweder bei schwächerer, 125 facher, oder bei stärkerer, 1000-facher Vergrösserung gezeichnet.

Die Fig. 1—20 sind Oogonienanlagen, die Fig. 21—53 befruchteten Eiern und Keimpflanzen entnommen.

Die Fig. 1—7 beziehen sich auf *Fucus platycarpus*, Fig. 8—22 auf *Fucus serratus*, Fig. 23—30 auf *Fucus vesiculosus*, Fig. 31—52 auf *Fucus serratus*.

Tafel XVII.

Fig. 1. Anlage eines Oogoniums vor Abgrenzung der Stielzelle; *a* schwächer, *b* stärker vergrössert.

Fig. 2. Eine eben solche Anlage mit Kern in den Prophasen; *a* schwächer, *b* der Kern stärker vergrössert.

Fig. 3. Eine eben solche Anlage mit Kern im Spindelstadium; *a* schwächer, *b* der Kern stärker vergrössert.

Fig. 4. Eine Anlage des Oogoniums nach Abgrenzung des Stieles.

Fig. 5. Eine eben solche Anlage mit dem Oogoniumkern in den Prophasen.

Fig. 6. Eine eben solche Anlage mit Kern im Spindelstadium; *a* schwächer, *b* der Kern stärker vergrössert.

Fig. 7. Eine Oogoniumanlage mit zwei Kernen.

Fig. 8. Eine Oogoniumanlage mit vier aneinander liegenden Kernen.

Fig. 9. Eine etwas ältere Anlage, die Kerne noch näher aneinander gerückt, zwischen ihnen das Wabennetz des Cytoplasmas stoffreicher; *a* schwächer, *b* der mittlere Theil des Oogoniums mit den Kernen stärker vergrössert.

Fig. 10. Eine noch ältere Anlage. Die Kerne im Auseinanderrücken. *a* schwächer, *b* der mittlere Theil stärker vergrössert.

Fig. 11. Der mittlere Theil aus einer noch älteren Anlage. Beginnende Strahlenbildung an den in der Prophase befindlichen Kernen.

Fig. 12. Die vier Kerne der Anlage mit ausgebildeten Sonnen. Bei *a* die ganze Anlage schwächer, bei *b* ein Kern dieser Anlage stärker vergrössert.

Fig. 13. Theil eines solchen Kerns in etwas vorgerückteren Stadien der Prophase. Der Schnitt hatte das eine Ende dieses Kernes entfernt.

Fig. 14. Ein solcher Kern mit besonders scharf abgesetzten Sonnen.

Fig. 15. Ein anderer in der Prophase befindlicher Kern.

Fig. 16. Die Polansicht eines Kernes aus derselben Oogoniumanlage wie in Fig. 15.

Fig. 17. Ein solcher Kern im Spindelstadium.

Fig. 18. Ein eben solcher Kern.

Fig. 19. Die Kernplatte mit solcher Spindel in schräger Polansicht, die tiefer liegende Strahlung wurde bei veränderter Einstellung in die Figur eingetragen.

Fig. 20. Ein ähnliches Bild wie in Fig. 19.

Fig. 21. Anlage der Zellplatten. Ein Fall mit in und an der Anlage angesammelten, stark tingirbaren Körnchen.

Fig. 22. Spaltung der Zellplatten.

Fig. 23. Peripherie eines Eies mit eingedrungenem Spermatozoid. Fünf Minuten nach Vermischung der Geschlechtsproducte.

Tafel XVIII.

Fig. 24. Der Spermakern auf halbem Wege zum Eikern. Bei *a* das ganze Ei, bei *b* der den Spermakern und Eikern führende Theil stärker vergrössert. Sieben und einhalb Minuten nach Vermischung der Geschlechtsproducte.

Fig. 25. Der Spermakern in Contact mit dem Eikern. Zehn Minuten nach Vermischung der Geschlechtsproducte.

Fig. 26 u. 27. Verschiedene Stadien der Verschmelzung von Spermakern und Eikern. Zehn Minuten nach Vermischung der Geschlechtsproducte.

Fig. 28. Aehnliches Stadium wie in Fig. 27, das ganze Ei bei *a* und die stärker vergrösserten Kerne bei *b* zeigend. Zehn Minuten nach Vermischung der Geschlechtsproducte.

Fig. 29. Den Spermakern in der Aufsicht zeigend. Der Eikern wurde bei veränderter Einstellung im optischen Durchschnitt abgebildet. Zehn Minuten nach Vermischung der Geschlechtsproducte.

Fig. 30. Die weiter fortgeschrittene Verschmelzung zwischen Spermakern und Eikern zeigend. Zehn Minuten nach Vermischung der Geschlechtsproducte.

Fig. 31. Die beiden verschmolzenen, doch unterscheidbaren Kerne während der Ausbildung der beiden Pole des Keimkerns. Anderthalb Tage nach vollzogener Befruchtung.

Fig. 32. Der Keimkern gestreckt, die Pole ausgebildet. Anderthalb Tage nach vollzogener Befruchtung.

Fig. 33 u. 34. Weitere Stadien des Keimkerns in den Anaphasen. Zwei Tage nach vollzogener Befruchtung.

Fig. 35 u. 36. Spindeln aus $2\frac{2}{3}$ Tage alten Keimlingen.

Fig. 37 u. 38. Kernplatten aus einem solchen Keimling in Polansicht.

Fig. 39. Kernplatte aus einem solchen Keimling in schräger Polansicht, die Polstrahlung bei veränderter Einstellung eingetragen.

Fig. 40. Die längsgespaltenen Chromosomen in der Kernplatte zeigend.

Fig. 41 u. 42. Auseinanderweichen der Tochterchromosomen.

Fig. 43. Die auseinanderweichenden Tochterchromosomen in schräger Polansicht, bei verschiedener Einstellung gezeichnet.

Fig. 44. Die Tochterchromosomen an den Polen der Theilungsfigur.

Fig. 45. Ein ähnliches Stadium wie das vorhergehende in schräger Polansicht, bei verschiedener Einstellung gezeichnet.

Fig. 46. Tochterkernanlagen nach vollzogener Abgrenzung.

Fig. 47. Etwas ältere Tochterkernanlagen.

Fig. 48—53. Das Verhalten der Centrosomen an dem zur neuen Theilung sich anschickenden Zellkern zeigend.



Ueber Cytoplasmastructuren, Kern- und Zelltheilung.

Von

Eduard Strasburger.

Mit 2 Holzschnitten.

Meine *Fucus*-Studien erweckten in mir die Vorstellung, dass die widersprechenden Angaben über die Structur des Cytoplasmas vornehmlich durch den Umstand veranlasst seien, dass dem Kinoplasma und dem Trophoplasma, wenn dieselben im activen Zustande sich befinden, ein verschiedener Bau zukomme. Durch die eingehenden Untersuchungen, die Herr Swingle über den Bau des Cytoplasmas bei den Sphacelariaceen anstellte[1]), erhielt diese Vorstellung eine weitere Stütze, und auch in den Pollen- und Sporenmutterzellen waren bald durch die Herren Mottier, Juel und Osterhout[2]) Anknüpfungspunkte für ähnliche Anschauungen gewonnen. Meine älteren Präparate der Pollenmutterzellen von *Larix* liessen sich für eine eben solche Vorstellung verwerthen und so auch anderweitige Objecte, die ich nunmehr auf diese Fragestellung hin untersuchte.

Demgemäss möchte ich in allgemeinerer Fassung die Ansicht vertreten, dass dem thätigen Kinoplasma Fadenstructur, dem thätigen Trophoplasma Wabenstructur zukommt. Ich habe auf den thätigen Zustand dieser beiden Plasmabestandtheile Nachdruck gelegt, weil sie im unthätigen Zustande ihre charakteristische Structur einbüssen können. Im Besonderen gilt dies für das Kinoplasma. Meist lässt sich dasselbe innerhalb der pflanzlichen Zellen im unthätigen Zustande gar nicht mehr vom Trophoplasma unterscheiden

---

1) Vergl. hierzu Taf. XV u. XVI dieser Studien.
2) Vergl. Taf. I bis VIII dieser Studien.

und das ganze Cytoplasma zeigt nur Wabenbau an. In welcher Weise das Kinoplasma alsdann innerhalb der Wabenwände vertheilt ist, lässt sich nicht entscheiden. In Pollenmutterzellen und Embryosackanlagen kann andererseits das Kinoplasma zu so starker Ausbildung gelangen, dass es in dem Bilde dominirt. Dies im Besonderen dann, wenn bei Anwendung des Safranin-Gentiana-Orange-Verfahrens eine schöne Färbung des Kinoplasma gelang und dieses nun in Gestalt violetter Fäden von der braunen Wabenmasse des Trophoplasma sich abhebt. Der Gegensatz von Zellen mit vortretender kinoplasmatischer Structur und solcher mit dominirendem, trophoplasmatischem Aufbau wird recht deutlich, wenn man etwa in einem Antherenschnitt die sich theilenden Pollenmutterzellen mit den Tapetenzellen vergleicht. In den Pollenmutterzellen fallen die kinoplasmatischen Fadensysteme in die Augen, während sie in den Tapetenzellen nur während der Kerntheilung als Fadenbüschel sichtbar werden und auch dann nur zu verhältnissmässig so spärlicher Ausbildung gelangen, dass diesem Umstand vielleicht die Beschränkung der Theilungsvorgänge auf die Karyokinese und das Unterbleiben der Zelltheilung in jenen Elementen zuzuschreiben ist.

In den Oogonien von *Fucus* war während der Kernruhe das Kinoplasma durch färbende Mittel nicht als solches nachzuweisen. In den jungen Keimanlagen von *Fucus* hingegen, wo die Kerntheilungen rasch aufeinander folgten, liess sich das Kinoplasma auch zwischen je zwei Theilungen, mehr oder weniger deutlich, vom Trophoplasma unterscheiden. So auch war diese Sonderung ununterbrochen zu verfolgen in den sich fortdauernd theilenden Scheitelzellen der Sphacelariaceen. Bei Thieren ist der Nachweis gesonderter Kinoplasma- oder Archiplasmamassen neben ruhenden Kernen oft geführt worden, so beispielsweise in den Spermatocyten von *Salamandra*[1]), wo auch ein Centrosom in diesem Archiplasma liegt, die Kernspindel in ihm ihren Ursprung findet und ihre Entwickelung vollendet. Auch im Ascus von *Peziza* fand Harper[2]) zwischen den aufeinander folgenden Kerntheilungen das ganze die Strahlungen bildende Kinoplasma in eine körnige Masse verwandelt, die durch ihre Färbung von Trophoplasma unterscheidbar blieb. Wo die Kinoplasmamasse in thierischen Zellen besonders dicht wird und scharf abgesetzt erscheint, da stellt sie

1) F. Hermann, Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 37, p. 569.

2) Vergl. p. 255 dieser Studien.

neben den ruhenden Zellkernen auch wohl Gebilde vor, welche in die Categorie des „Nebenkerns“ gehören.

Mit den Fäden, welche das active Kinoplasma bildet, dürfen fadenförmig getrennte Trophoplasmamassen nicht verglichen werden, wie solche den Saftraum pflanzlicher Zellen durchsetzen. Derartige Trophoplasmafäden bleiben stets zurück, wenn der Zellkern bei Ausbildung des Saftraumes innerhalb dieses verharrt, statt in wandständige Lage zu rücken. Solche Trophoplasmafäden sind nur langgezogene Parthien des Wabenplasma, in welchem die Waben mehr oder weniger vollständig unkenntlich werden. Das lässt sich an den Vegetationspunkten der Pflanzen verfolgen, wenn dort in dem wabigen Trophoplasma die grösseren Vacuolen auftauchen und schliesslich zur Vereinigung gelangen, während die trennenden Trophoplasmamassen, zunächst zu flachen Lamellen zusammengedrückt, schliesslich von einander getrennt und völlig eingezogen oder zu isolirten Fäden gestreckt werden.

Wie weit in diesem Augenblick die Ansichten über den Bau des Cytoplasmas noch auseinandergehen, lässt sich wohl am besten aus den kritischen Zusammenstellungen entnehmen, die wir Flemming verdanken[1]). Stärkere Unterschiede in der Deutung der Cytoplasmastructur, als es diejenigen sind, die wir in den Veröffentlichungen von Altmann, Bütschli, Crato, M. Heidenhain vertreten sehen, sind wohl kaum zu denken. R. v. Erlanger, der sich auf den Bütschli'schen Standpunkt stellt, erblickt auch in der Kernspindel Wabenzüge[2]). Auch die Pollenmutterzellen von *Larix*, die er auf Grund meiner entgegengesetzt lautenden Angaben untersuchte, weisen ihm einen exquisit netzig-wabigen Bau auf[3]).

Die hier vertretenen Ansichten sollen andererseits nur Anknüpfungspunkte für weitere Untersuchungen schaffen. Im Besonderen wird es uns noch schwer, ein völlig klares Bild von dem wechselnden Mengenverhältniss des Kinoplasmas und des Trophoplasmas in ein und derselben Zelle, je nach dem Zustande, in dem sie sich befinden, zu entwerfen. In der sich theilenden Zelle stellen sich namhafte Mengen von Kinoplasma ein, die in der

---

1) Vergl. im Besonderen den Bericht über die Literatur von 1892 bis 1894 in Merkel und Bonnet's Ergebnissen der Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. III, 1894, p. 42 und über die Literatur von 1895, ebendaselbst, Bd. IV, 1895, p. 360.

2) Ueber die Befruchtung und die erste Theilung des Eies von *Ascaris megalocephala* in den Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellsch., 1896, p. 107.

3) Ebendaselbst, p. 108.

ruhenden Zelle wieder unkenntlich werden. Deutlich umgekehrt verhält es sich oft mit dem Trophoplasma. Das erweckt dann vielfach die Vorstellung, als gingen die beiden Bestandtheile des Cytoplasmas ineinander über. Andererseits spricht die Gleichmässigkeit, mit der bei Zelltheilungsvorgängen das Kinoplasma auf die entstehenden Zellen vertheilt wird, und manche sonstige noch später zu berührende Erscheinung gegen eine solche Auffassung. So liegt die Annahme zunächst näher, dass beide Bestandtheile des Cytoplasmas zwar in unmittelbarer Beziehung und fortdauernder Wechselwirkung stehen, im wesentlichen aber als solche nebeneinander verharren und zwar nach Bedarf an Masse abnehmen oder zunehmen. Im Besonderen scheint es, als wenn an der zeitweisen Vermehrung des Kinoplasmas die Kernkörperchensubstanz stark betheiligt wäre und als wenn ihre Einziehung in die neuen Kerne nach vollendeter Zelltheilung eine Verminderung des Kinoplasmas zur Folge hätte. Ich glaube, dass wir etwa versuchen könnten, uns das Verhältniss des Kinoplasmas zum Trophoplasma innerhalb des Cytoplasmas, so wie das Verhältniss des Linins zum Chromatin innerhalb des Kerns zu denken. Auch dort ist das Massenverhältniss beider ein schwankendes und ändert sich während der Perioden von Thätigkeit und Ruhe im Kern.

Ich habe bei früherer Gelegenheit schon auf die Beziehungen hingewiesen, welche mir zwischen der Substanz der Kernkörperchen und der Substanz der Spindelfasern zu bestehen schienen[1]). Auch in allen den jetzt untersuchten Objecten fiel die Auflösung der Kernkörperchen mit der Spindelbildung im Kern zusammen. Die zur Spindelbildung nicht verbrauchte, nach Auflösung der Kernkörperchen sich im Cytoplasma vertheilende Kernkörperchensubstanz hält sich dort deutlich an das Kinoplasma. Nicht nur sind die extranuclearen Nucleolen eine gewohnte Erscheinung innerhalb der Verbindungsfäden, sie zeigen sich in den Pollenmutterzellen, so denjenigen von *Larix*, deutlich auch auf die Kinoplasmafäden im übrigen Cytoplasma vertheilt. Bei Anwendung des Orange-Verfahrens auf die Pollenmutterzellen von *Larix* sah ich seiner Zeit die Neigung zur Violettfärbung in den Verbindungsfäden allmählich sinken. Letztere schienen mir in dem übrigen Cytoplasma schliesslich ganz aufzugehen und dann war ihre Violettfärbung nicht mehr

1) Karyokinetische Probleme. l. c., p. 167.

möglich. Ich glaubte damals[1]) auf eine Verwandlung von Kinoplasma im Trophoplasma schliessen zu können, weil ich nicht über jene Erfahrungen verfügte, die mich seitdem lehrten, dass die Tinctionsfähigkeit des Kinoplasmas sich je nach dem Grade seiner Activität verändert. Auch in den Oogonien und Keimanlagen von *Fucus* ist eine Violettfärbung des Kinoplasmas nur möglich zur Zeit, wo dasselbe in die Strahlenbildung eintritt. In den Pollenmutterzellen von *Larix* fällt die Abnahme der Violettfärbung des Kinoplasmas mit dem Augenblick zusammen, wo die Nucleolarsubstanz sich wieder in den Kernen sammelt. Das hat in mir die Vorstellung erweckt, dass die Nucleolarsubstanz in Beziehung zu der Activirung des Kinoplasmas stehe. Diese Vorstellung wird gestützt durch die innige Beziehung, welche die Kerne bei *Fucus*, bei den Sphacelarien und auch in den Asci der Ascomyceten zu der Bildung der Astern zeigen. Zwischen Kern und Kinoplasma besteht also, allem Anscheine nach, ein sehr nahes Verhältniss, und ich gründe auf dasselbe die Ansicht, dass die Nucleolarsubstanz einen Reservestoff repräsentirt, aus dem das Kinoplasma nach Bedarf schöpft und durch dessen Aufnahme seine Thätigkeit erhöht wird.

Aus ähnlichen Umständen, welche mich in erster Reihe zur Annahme stofflicher Beziehungen zwischen Nucleolen und Spindelfasern führen, folgert R. Hertwig[2]) umgekehrt auf die Beziehungen der Nucleolarsubstanz zu den Chromosomen, denn er sieht die Nucleolen im unbefruchteten Seeigelei schwinden zur Zeit, wo die Chromosomen deutlicher werden. Wir haben auf botanischem Gebiete früher ähnliche Vorstellungen gehabt, sie später aber aufgegeben, weil wir so oft die Chromosomen schon völlig differenzirt und zur Theilung fertig gestellt finden, während das Kernkörperchen noch intact ist. Pollenmutterzellen zeigen solches Verhalten meist in ganz typischer Weise. Immerhin könnte das von R. Hertwig betonte zeitliche Zusammengehen des Schwundes der Nucleolen und der Entwickelung der Chromosomen im unbefruchteten Seeigelei auf eine stoffliche Beziehung beider Gebilde dort hinweisen und die Nucleolen somit einen Reservestoff darstellen, der es nicht ausschlösse, dass auch die Chromosomen aus ihm schöpfen. So könnte es ja in der That

1) Karyokinetische Probleme. l. c., p. 195.

2) Ueber die Entwickelung des unbefruchteten Seeigeleies. Aus der Festschrift für Gegenbaur, 1896, p. 30.

auch bei *Spirogyra* sein, auf welche R. Hertwig (l. c.) hinweist. Principiell wird durch diese Möglichkeit wohl nichts an den hier vertretenen und, wie mir scheint, gut begründeten Anschauungen über die Beziehung der Nucleolarsubstanz zu dem Kinoplasma geändert.

Da die Elemente der Zellplatte als Anschwellungen der Verbindungsfäden, wo solche die Zellplattenbildung vermitteln, auftreten, so spricht dieser Ursprung wohl schon für die kinoplasmatische Natur der Zellplatte. In der That ist der Complex der Verbindungsfäden gegen das umgebende Cytoplasma in pflanzlichen Zellen meist so abgegrenzt, dass ein Eindringen des Trophoplasmas zum Zweck der Zellplattenbildung nicht wahrscheinlich erscheint. Auch konnten wir sogar in den Oogonien von *Fucus*, wo die Zellplatten innerhalb des Trophoplasmas angelegt wurden, bestimmte Anknüpfungspunkte für den kinoplasmatischen Ursprung derselben gewinnen. Denn die Nucleolarsubstanz, die wir in so mannigfachen Beziehungen zu dem Kinoplasma schon vorfanden, sammelt sich oft in auffälliger Weise auch an den Orten der Zellplattenbildung an. Ihre Anwesenheit dort fiel zu einer Zeit schon auf, in der man ihre Beziehung zum Kinoplasma nicht ahnen konnte[1]). Eine wie die Nucleolen sich färbende Substanz hatte ich zwischen den Verbindungsfäden in jungen Endospermzellen von *Fritillaria* angetroffen, extranucleare Nucleolen sah Guignard zwischen den Verbindungsfäden in den Sporenmutterzellen von *Psilotum*, ich selbst zwischen denjenigen der Pollenmutterzellen von *Larix*, sich ansammeln. Aehnliche Erscheinungen traten uns jetzt wieder in den verschiedenen Sporen- und Pollenmutterzellen und besonders auffällig auch in den Zellen von *Chara* entgegen; nicht minder scheint den „Centralspindelkörperchen", die in den Verbindungsfäden thierischer Zellen auftreten, eine ähnliche Natur zuzukommen. Ich gelange daher zu der Annahme, dass die Zellplattenbildung, beziehungsweise die Bildung neuer Hautschichten am Cytoplasma an neu sich bildenden Zelloberflächen, in Beziehung zur Nucleolarsubstanz steht. Bei dem sonst hervortretenden Verhältniss der Nucleolarsubstanz zum Kinoplasma, spricht diese ihre Beziehung zu der sich bildenden Hautschicht auch für die kinoplasmatische Natur derselben. Nicht minder haben wir in unseren Tinctionen, bei Anwendung des Orange-Verfahrens, sehr

1) Karyokinetische Probleme. l. c., p. 194. Vergl. dort die Literatur.

oft weitere Stützen für diese Annahme gefunden. In den kinoplasmareichen Sporen- und Pollenmutterzellen zeigte die Hautschicht oft deutlich, im Gegensatz zum wabigen Trophoplasma, eine ähnliche Färbung wie die Kinoplasmafäden, und sehr häufig bildete an eben denselben Objecten die Hautschicht die Ansatzstelle von solchen Fäden. Andererseits schlossen diese Fäden auch unmittelbar an die Kernwandung an, die es in gleichem Ton oft zu färben gelang. Eine deutliche Violettfärbung der Kernwandung im Gegensatz zu der Umgebung trat mir besonders auch bei *Fucus* entgegen. Ich habe bei *Fucus* schon darauf hingewiesen, wie der Ursprung der Hautschicht aus stäbchenförmigen Elementen, wie sie aneinandergereiht in den Zellplatten vorliegen, nicht ohne Bedeutung für die Beurtheilung der Functionen wäre, die wir der Hautschicht beilegen.

Eine wichtige Bestätigung fand die Annahme von dem kinoplasmatischen Ursprung der Hautschicht in den Beobachtungen, die Herr Harper über die Abgrenzung der Sporen in den Schläuchen der Ascomyceten machte[1]). Er stellte besonders bei *Peziza* fest, dass die Abgrenzung des Sporenplasmas gegen das umgebende Cytoplasma des Schlauches durch die nämliche Substanz vollzogen wird, welche die Strahlungen an den sich theilenden Kernen bildet. Dabei ist das Verhalten der Sporenkerne so charakteristisch, dass über die Deutung des Vorgangs kaum ein Zweifel fortbestehen kann. Der Sporenkern spitzt sich zu an der Stelle, wo die von dem letzten Theilungsschritt verbliebene Kinoplasmasphäre ihn berührt. Die zugespitzte Stelle zieht sich zu einem schnabelförmigen Fortsatz aus, der in der Kinoplasmasphäre mündet. Ist dies geschehen, so beginnen die Polstrahlen sich springbrunnenartig umzulegen, erfahren an ihren fortrückenden Enden eine Umkrümmung, treffen mit ihren Enden aufeinander, verschmelzen schon während ihres Wachsthums seitlich zu einer zusammenhängenden Schicht und haben dann einen ellipsoidischen Raum umschlossen, der die zu bildende Spore gegen das umgebende Cytoplasma des Ascus abgrenzt. Es kann hier somit einem Zweifel nicht unterliegen, dass die Substanz der Polstrahlungen des Kerns, dass in einem Worte Kinoplasma verwendet wird, um das Sporenplasma mit einer Hautschicht zu versehen. Dass der Kern dabei sich so zugespitzt hat und während des ganzen Vorgangs in dauernder Verbindung mit der die Hautschicht bildenden Kino-

[1]) Vergl. dessen vorausgegangenen Aufsatz.

plasmamasse verblieb, scheint mir ein hinreichender Beweis für eine Beziehnung seiner Bestandtheile — wie ich annehmen möchte, vornehmlich der Kernkörperchensubstanz — zur Bildung des Kinoplasmas und damit hier auch der Hautschicht zu sein. Ist letztere erzeugt, so wird der schnabelförmige Fortsatz des Kerns immer dünner und schliesslich ganz eingezogen. Es folgt ihm ein kleiner Kinoplasmarest und bildet einen Nabel an der Kernoberfläche.

Gegen eine Beziehung der Zellplattenbildung und der Hautschichten zu bestimmten Kernsubstanzen könnte das Verhalten jener Algen geltend gemacht werden, die ihre Scheidewandbildung bei auffälligem Abschluss der Kerntheilungsfigur vollziehen. Bei *Spirogyra* ist ein Verbindungsschlauch zwischen den beiden Tochterkernanlagen ausgespannt und bleibt als solcher bis zur Vollendung der Zelltheilung erhalten. Die Zellplattenbildung setzt an die Mutterzellwand an und schreitet von aussen nach innen bis zum völligen Schwund der mittleren Oeffnung fort. Der Verbindungsschlauch wird durch die vordringende Scheidewand durchschnitten. Der Inhalt des Verbindungsschlauches scheint bis zuletzt gegen die Umgebung und somit auch den Ort der Zellplattenbildung völlig abgeschlossen zu sein, — dafür besitzt aber *Spirogyra* in ihren Chlorophyllbändern Pyrenoide, welche, wie ich annehme, die Zellplatte mit den zu ihrer Bildung nöthigen Substanzen versorgen. Diese Pyrenoide stehen bekanntlich in nächster Beziehung zum Zellkern. Die Fäden, auf welchen letzterer im Saftraum suspendirt ist, setzen an diejenigen Stellen der Chlorophyllbänder an, welche die Pyrenoide enthalten. Von jeher ist die Aehnlichkeit aufgefallen, welche die Pyrenoide in ihrem Verhalten mit den tingirten Kernsubstanzen zeigen [1]). Auch auf manche anderen Uebereinstimmungen zwischen ihnen und den Nucleolen hatte schon Schmitz hingewiesen [2]). So mag denn bei *Spirogyra* und auch bei anderen mit Pyrenoiden ausgestatteten Algen die Bedeutung der Pyrenoide darin liegen, die zur Hautschichtbildung nothwendigen Reservestoffe an entsprechenden Orten bereit zu halten. Eine abweichende Art der Zelltheilung ist in diesen Fällen von einer ungewohnten Vertheilung dieser Stoffe im Protoplasten begleitet. Es können die in Betracht kommenden Stoffe aber auch ausserhalb des Kernes auf-

1) Schmitz, Die Chromatophoren der Algen, 1882, p. 55.

2) Ebendaselbst, p. 169. Vergl. auch die letzte Publication von Chmielewski, Ueber Bau und Vermehrung der Pyrenoide bei einigen Algen (russisch). 1896.

gespeichert werden. Aus ihrer hier angenommenen Beziehung zu der Hautschichtbildung würde sich auch erklären, warum in schwärmsporenbildenden Algen, die Pyrenoide besitzen, letztere während der Schwärmsporenbildung aufgelöst werden[1]. Da gilt es eben die Schwärmsporen mit Hautschicht zu versehen und die Pyrenoidensubstanz ist wohl hierzu nöthig. Die Beobachtungen von Harper über die Hautschichtbildung um die Ascosporen lassen sich auch für den dauernden Gegensatz von Kinoplasma und Trophoplasma im pflanzlichen Cytoplasma verwerthen. Könnten nämlich beide Substanzen ohne Weiteres ineinander übergehen, so liesse sich kaum einsehen, warum ein Kinoplasmamantel um die Sporenanlage ausgebreitet werde und nicht Trophoplasmalamellen sich direct an der abzugrenzenden Stelle in eine Hautschicht verwandeln. So sprechen denn immer mehr Thatsachen dafür, dass jeder der beiden Bestandtheile des Cytoplasmas fortbesteht, sich durch Zueignung neuer Substanztheile als solcher vermehrt, wobei nicht ausgeschlossen erscheint, dass der andere Bestandtheil ihm alsdann als Nahrungsquelle diene, daher sich während seiner Substanzzunahme vermindere, um seinerseits unter veränderten Umständen wiederum auf Kosten des anderen zuzunehmen.

Im Anschluss an alle diese neuen Beobachtungen, welche für das Auseinanderhalten des Kinoplasma oder Archiplasma und des Trophoplasma im Cytoplasma sprechen, treten auch jene Folgerungen wieder zu Recht ein, die ich in gleichem Sinne aus den Theilungen der Verbindungsfadencomplexe in den Wandbelegen der Embryosäcke gezogen hatte[2]. In der That wäre doch die Ausbildung eines solchen Verbindungsfadencomplexes und seine Halbirung nach jedem Theilungsschritte der Kerne überflüssig, wenn nicht den aufeinander folgenden Kerngenerationen gleiche Kinoplasmamengen zugetheilt werden müssten. Diese gleichmässige Vertheilung erscheint nothwendig zur Ausbildung jener Verbindungsfadencomplexe, die zum Zweck der Scheidewandbildung zwischen allen Kernen angelegt werden, nachdem die volle Zahl derselben durch freie Kerntheilung erreicht ist. Könnten an allen Orten die kinoplasmatischen Verbindungsfadencomplexe aus dem Trophoplasma hervorgehen, so wäre der Grund einer solchen andauernden, jeden Kerntheilungsschritt begleitenden Theilung der Verbindungsfaden-

---

1) Schwärmsporen, Gameten etc., p. 73; vergl. dort die übrige Literatur.

2) Schwärmsporen, Gameten etc.. l. c., p. 59.

complexe ebenfalls nicht einzusehen. Ebenso sei nochmals daran erinnert, dass in denjenigen Fällen, wo die Hautschichtbildung innerhalb der Verbindungsfäden sich vollzieht, der Complex derselben in oft sehr auffälliger Weise durch eine besondere Hülle, den Verbindungsschlauch [1]), gegen das angrenzende Cytoplasma abgegrenzt wird, als gelte es die Substanz im Innern des Schlauches vor der Vermischung mit dem übrigen Cytoplasma während der Zellplattenbildung zu schützen.

Ich hatte seiner Zeit die Vermuthung ausgesprochen, dass der Kern mit der Hautschicht durch Kinoplasmafäden verbunden sei und dass diese Fäden die formativen Impulse vom Kern zur Hautschicht fortleiten. Ein Einwand, den Harper in seinem Aufsatze, innerhalb dieser Studien, gegen jene Vorstellung erhebt [2]), verdient jedenfalls volle Beachtung. Harper betont zunächst, dass eine solche Verbindung durch Kinoplasmafäden zwischen Kernen und Hautschichten in ruhenden Zellen nicht nachweisbar sei und dass sie auch kaum möglich erscheine dort, wo das Körnerplasma sammt Kernen in Bewegung begriffen ist, die Hautschicht aber ruhe, beispielsweise bei den von Noll studirten Siphoneen. So wie die Thatsachen auf Grund unserer neuen Untersuchungen über die Vertheilung von Kinoplasma und Trophoplasma im Cytoplasma sich gestaltet haben, möchte ich in der That meiner früher ausgesprochenen Ansicht, ohne sie aufzugeben, eine diesen neuen Thatsachen besser angepasste Fassung geben. In den embryonalen und meristematischen Geweben der Pflanzen, in welchen formative Vorgänge sich vollziehen, sind die Zellkerne im Verhältniss zu der gesammten Plasmamasse der Zellen so gross, die Theilungen folgen dort so rasch aufeinander, dass wohl eine fortdauernde Verbindung der Hautschichten mit den Zellkernen durch Kinoplasmafäden und eine Vermittlung zwischen beiden durch diese sich auch jetzt noch denken lässt. Anders in den aus den formativen Sphären herausgetretenen Pflanzenzellen, in welchen die Hautschicht, welche allem Anschein nach weiter als Reizempfängerin functionirt, im Wesentlichen nur noch Vorgänge auszulösen hat, die im Dienste der Ernährung stehen. Zur Anregung und Auslösung dieser Vorgänge bedarf es eigentlich allein einer Verbindung mit dem Trophoplasma. Sollen formative Vorgänge in solchen Zellen wieder eingeleitet

1) Ueber Kern- und Zelltheilung. Histol. Beitr., Heft I, 1888, p. 181.

2) Vergl. p. 281.

werden, so ist nicht ausgeschlossen, dass der Zellkern seine Stellung innerhalb des Cytoplasma verändert und wieder in unmittelbare kinoplasmatische Verbindung mit der Hautschicht trete. So dürfte es jedenfalls sein, wenn eine solche Zelle sich wieder zu theilen beginnt und den Ursprung irgend eines embryonalen oder meristematischen Gewebes giebt. — Auch in den vielkernigen Zellen, etwa denjenigen der Siphoneen, die eine Strömung des Körnerplasma in ihren älteren Theilen aufweisen, scheint jenes Plasma an den Vegetationspunkten zu ruhen[1]); bei *Vaucheria*, *Bryopsis* und Verwandten befinden sich die Kerne dort nicht an der Innenseite der Chlorophyllschicht nach dem Saftraum zu, wie in älteren Zellpartien, sondern vornehmlich ausserhalb der Chlorophyllkörper in der farblosen Plasmamasse, welche diese von der Zellwand trennt[2]). Hinzugefügt muss freilich werden, dass die alleräusserste Spitze gut wachsender Fäden von *Vaucheria* nach Oltmanns kernfrei ist[3]).

Doch auch hier möchte ich nur alle diese Fragen angeregt haben und gebe vorerst die Möglichkeit zu, dass der Einfluss der Zellkerne auf eine unter ihrer Bethätigung angelegte Hautschicht auch durch Trophoplasma vermittelt werden könne.

Bei den vorhandenen Beziehungen zwischen Membranbildung und den Hautschichten bei den Pflanzen dürfen andererseits auch die Angaben nicht auffällig erscheinen, die über Wanderungen der Kerne nach den Orten der Membranbildung bestehen. Solche Angaben hat bekanntlich Haberlandt gemacht[4]), und G. Klebs[5]) stellte fest, dass nur kernhaltige Theilstücke von *Zygnema*-, *Spirogyra*- und *Oedogonium*-Zellen, sowie von Blattzellen der *Funaria* befähigt sind, sich mit einer Zellmembran zu umgeben.

Die Harper'schen Beobachtungen bei der Hautschichtbildung der Ascosporen hatten für mich aber auch noch eine andere, nicht geringfügige Bedeutung. Sie brachten mir, an einer unerwarteten

---

1) So wenigstens nach den Angaben von Janse, Die Bewegung des Protoplasmas von *Caulerpa prolifera*. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXI, p. 202, 244.

2) Berthold, Studien über Protoplasmamechanik, p. 267.

3) Ueber die Entwickelung der Sexualorgane bei *Vaucheria*. Flora 1895, p. 392.

4) Ueber die Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkerns bei Pflanzen, 1887, p. 90 ff.

5) Tagebl. d. Berl. Naturforscherversammlung, 1860, p. 194. Biol. Centralbl., Bd. XII, p. 161. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., 1887, p. 181.

Stelle, die Bestätigung der Deutung, welche ich den Vorgängen der Cilienbildung bei Schwärmsporen und pflanzlichen Spermatozoiden gegeben hatte[1]). Der Umstand, dass während der Ausbildung verschiedener Schwärmsporen ihr Zellkern in so auffälliger Weise nach dem Orte der Cilienbildung sich bewegt, um denselben auf späteren Entwicklungszuständen wieder zu verlassen, bestimmte mich, die Cilienbildung in Beziehung zu dem Kern zu bringen. Ich verglich die Bildung der Cilien mit derjenigen der Spindelfasern, deutete ihre Substanz als Kinoplasma und suchte ihr Wachsthum in Verbindung mit bestimmten, vom Zellkern gelieferten Substanzen zu bringen. Dasselbe anzunehmen lag mir für die Spermatozoiden der Characeen, Bryophyten und Pteridophyten nahe, wo ich den cilientragenden Fortsatz in unmittelbarem Anschluss an den Zellkern sich bilden und die Cilien aus denselben genau so herauswachsen sah, wie aus der „Mundstelle" einer Schwärmspore[2]). Die Aehnlichkeit solcher Bilder mit einem an seinen Polen zugespitzten *Fucus*- oder *Sphacelaria*-Kern während der Prophasen, wenn an diese Pole die Kinoplasma-Strahlung ansetzt, ist besonders auffallend und liegt der Vergleich jetzt noch näher wie mit der Spindelfaserbildung bei den höheren Gewächsen. Andererseits lehrt uns der Vergleich mit den Harper'schen Tafeln auch, dass in ganz entsprechender Weise an den Anlagen der Ascosporen jene Strahlen sich bilden, aus deren Verschmelzung die Hautschicht der Sporen hervorgeht. Die Beziehung der Hautschicht zum Kinoplasma und dieses letzteren zu dem nach der Bildungsstätte der Kinoplasmastrahlen sich hinstreckenden Kerne ist in letzterem Falle an entsprechend tingirten Schnitten fast direct nachweisbar.

Das eingehende Studium des Verhaltens der Zellplatte bei der Membranbildung von *Fucus*, an zarten Mikrotomschnitten, führte mich zu dem Ergebniss, dass eine Spaltung dieser Zellplatte erfolgt, nachdem ihre Elemente zu einer zusammenhängenden Hautschicht sich vereinigt haben. So liefert die einfach angelegte Hautschicht zwei dünnere Hautschichten, welche den getrennten Protoplasten zukommen. In Folge der Quellung, welche die in der Spaltenfläche

---

1) Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung. Histol. Beitr., Heft IV, 1892, p. 62 ff.

2) Es sei darauf hingewiesen, dass C. Ishikawa, Journ. of the Coll. of Sc. Imp. Univ. Japan, Vol. VI, 1894, p. 314, auch zu dem Ergebniss kam, dass das Flagellum der *Noctiluca miliaris*, entsprechend meinen für die Cilien der Schwärmsporen gemachten Angaben, aus Kinoplasma erzeugt werde.

erzeugte Membranlamelle bei der Fixirung der Präparate erfährt, werden die beiden Hautschichten auseinander gedrängt. Die äusserst feinen Fädchen, welche einen Theil der gespaltenen Hautschichtelemente verbinden, mögen zwischen Gewebezellen erhalten bleiben und die plasmatische Verbindung unter den benachbarten Protoplasten besorgen. Auch sie wären alsdann kinoplasmatische Gebilde. Die Beobachtung der Scheidewandbildung in Pollenmutterzellen ergab die nämlichen Resultate wie die eben geschilderten. Ob nunmehr die in der Spaltungsfläche der Zellplatte auftretende Membran als ein Umwandlungsproduct einer mittelsten Lamelle dieser Zellplatte oder als eine Ausscheidung von Membranstoff in die Spaltungsfläche anzusehen sei, mag, nachdem die Fragestellung sich verändert hat, durch weitere Untersuchungen entschieden werden. Diese Untersuchungen dürften, so hoffe ich, durch die neueren Hilfsmittel weitere Förderung erfahren.

Eine der wichtigsten Aufgaben, welche wir uns für unsere gemeinschaftliche Arbeit gestellt hatten, war, zur Klärung der Centrosomenfrage im Pflanzenreich nach Möglichkeit beizutragen[1]). Diese Aufgabe hoffen wir durch die vorliegenden cytologischen Studien in etwas gefördert zu haben. Durch anhaltende Versuche, die Fixirungs- und Tinctionsmethoden zu vervollkommnen und unseren Bedürfnissen anzupassen, gelang es uns nicht nur bei den Thallophyten die Schicksale der Centrosomen zu verfolgen, sondern auch die Entwickelungsgeschichte der Kernspindel in den Sporen- und Pollenmutterzellen, wie uns scheint, nunmehr klarzulegen.

Mit stark ausgebildeter Polstrahlung versehene Kerntheilungsfiguren, wie solche im Thierreich allgemein verbreitet sind, gelang es bis jetzt im Pflanzenreich nur bei den Thallophyten und Bryophyten zu finden. Dabei ergaben sich für die Pflanzen zugleich gewisse Unterschiede des Verhaltens, je nachdem die Strahlen auf einen Punkt oder auf eine grössere Fläche einer „Polplatte“ gerichtet waren. Im ersteren Falle, so bei *Fucus, Sphacelaria,* fanden wir den Mittelpunkt der von den Strahlen gebildeten Sonne von einem distincten Körperchen eingenommen, das sich durch Theilung vermehrte, seine Gestalt dauernd bewahrte und nur innerhalb sehr

---

1) Ueber den jetzigen Stand dieser Frage orientirt wohl am besten **Flemming's** Zusammenstellung in den Ergebnissen der Anat. u. Entwickelungsgesch. von **Merkel** und **Bonnet**, 1895, p. 383.

enger Grenzen seine Grösse veränderte. Im zweiten Falle, so bei den untersuchten Ascomyceten, waren die scheibenförmigen Centren viel weniger constant in Gestalt und Grösse. Sie liessen sich zwar auf gewissen Zuständen etwas verschieden von der Strahlung färben, doch machte es auch dann den Eindruck, dass nur ihre grössere Dichte die Ursache dieses Färbungsunterschiedes sei[1]). Im Ruhezustand des Kernes bildeten Strahlung und Centren zusammen eine körnige Masse[2]). In einem Worte, man musste die Vorstellung gewinnen, dass es in diesen Attractionscentren sich nicht sowohl um ein differenzirtes Centrosom, als vielmehr um eine abgegrenzte Kinoplasmamasse handle. Dem entsprach ja auch der Umstand, dass die Strahlen im Cytoplasma, sowie auch die Spindelfasern, nicht auf einen einzigen Punkt, sondern auf eine grössere Scheibe hin gerichtet waren.

Somit gewähren uns bereits die in Thallophyten sicher erkannten Fälle Verschiedenheiten, welche uns auch in der Wahl der Bezeichnungen für die bei der Kerntheilung thätigen Centren leiten müssen. Augenscheinlich ist bei *Fucus* und *Sphacelaria* ein besonderes Centrum in dem Strahlensystem des Kinoplasmas differenzirt, das wir Centrosom nennen könnten, während wir bei den in Betracht kommenden Ascomyceten eine abgegrenzte Kinoplasmamasse ohne Centrosomen vor uns haben, welche nur mit Astrosphären oder Centrosphären sich vergleichen liesse, wegen ihrer von der sphärischen abweichenden Gestalt, aber etwa nur als Centroplast bezeichnet werden könnte. In dem von Herrn Fairchild untersuchten *Basidiobolus*[3]) schlossen die Kernspindeln ebenfalls mit flachen Polen ab, die Spindelfasern convergirten aber an diesen Polen in Büscheln. An den Enden dieser Büschel liessen sich stärker färbbare Körperchen erkennen. Da war es, als hätte sich jene active Substanz, die wir an den Kernen im Ascus von *Peziza* fanden, in einzelne Theile zerlegt. Eine anschliessende, auf diese Körperchen gerichtete Strahlung war aber im Cytoplasma nicht nachzuweisen. Möglicher Weise liegen die Verhältnisse ähnlich an den flachen Polen der Kernspindeln von *Spirogyra*. — Jedenfalls ist nach den Unterschieden, die sich bereits für diese wenigen, genauer untersuchten Objecte ergeben haben, nicht möglich, ein

1) Vergl. Harper, diese Studien, p. 256.
2) Ebendaselbst, p. 255.
3) Vergl. diese Studien, p. 290.

allgemeines Urtheil über das Vorhandensein distincter Theilungscentren und über ihr Verhalten bei Thallophyten abzugeben. Es möge uns zunächst das genügen, dass ein Nachweis individualisirter Centrosomen bei *Fucus* und *Sphacelaria* und individualisirter Centroplasten bei *Peziza* und verwandten Ascomyceten gelungen ist.

Hinzuzufügen ist, dass eine besondere Kinoplasmaabgrenzung, in Form einer Centrosphäre, um die Centrosomen von *Fucus* und von *Sphacelaria* nicht vorhanden war. Die Kinoplasmastrahlen zeigten sich vielmehr auf die Centrosomen direct centrirt und nur durch Verschmelzung der um das Centrosom zusammenschliessenden Strahlen konnte der Schein einer besonderen, das Centrosom umhüllenden Centrosphäre erweckt werden.

Auffallender Weise zeigten die Centrosomen von *Fucus* und *Sphacelaria* in ihrer Gestalt eine gewisse Aehnlichkeit mit den von M. Heidenhain beschriebenen „Centralkörpern" mehrkerniger Riesenzellen und der Gewebe des Vogelembryos[1]). Zwar bin ich zu der Ansicht gelangt, dass bei *Fucus* die „Centralkörper" sich nicht durch Knospung, wie das Heidenhain für seine Objecte angiebt, sondern durch Längstheilung vermehrten, doch bei der Schwierigkeit dieser an den Grenzen des Sicherzustellenden liegenden Beobachtungen, kann das einen wesentlichen Unterschied nicht begründen.

Die Centralkörper fand M. Heidenhain bei den von ihm untersuchten Objecten meist in grösserer Zahl zu einem Mikrocentrum vereinigt, unter Umständen konnte ein einziger solcher Körper das Mikrocentrum bilden. Die Centralkörper erscheinen, wo sie in Mehrzahl in einem Mikrocentrum vorhanden sind, durch eine bei Gelegenheit ihrer Vermehrung zwischen ihnen sich ausspinnende Substanz verbunden. In den von Harper bei Ascomyceten studirten Centroplasten waren Centralkörper nicht zu erkennen. Es würde auf sie die Bezeichnung Mikrocentren somit nicht passen, wenn M. Heidenhain nicht auch eine weitere Fassung diesem Begriff gegeben hätte. Er möchte ihn als Sammelbegriff behandelt sehen und in ihm die verschiedenen Formen der cellularen Centren, gleichviel welche Beschaffenheit sie im Einzelnen zeigen,

---

1) Neue Untersuchungen über die Centralkörper, Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 43, p. 423, insbesondere die Fig. 27 *d*, *f*, *g*, *k*, Taf. XXVI, und über die Mikrocentren etc. in Morphol. Arbeiten, herausg. von Schwalbe, Bd. VII, p. 300, insbesondere p. 239 ff.

vereinigen[1]). In diesem allgemeinen Sinne könnte die Bezeichnung auch auf die mit besonderen Attractionscentren in ihren Zellen ausgestatteten Pflanzen ausgedehnt werden, vorbehaltlich späterer Definitionen, die sich erst auf Grund weit ausgedehnterer Erfahrungen werden ergeben können. Immerhin habe ich es zunächst noch vorgezogen, mit dem älteren Begriff des Centrosoms zu operiren, der ja auch im Hinblick auf die sich ergebenden Differenzen zu einem Sammelbegriff geworden ist.

Wie schon hervorgehoben wurde, liess sich bei den Braunalgen (*Fucus*, Sphacelarien) eine individualisirte Abgrenzung von Kinoplasma um die Centrosomen nicht nachweisen. Als Beispiel für das Vorhandensein solcher „Centrosphären" im Pflanzenreich könnte man jetzt nur noch die Bryophyten anführen. Dort hatten Farmer[2]) und ich[3]) nicht selten einen centralen Punkt in den kugeligen Gebilden an den Spindelpolen unterscheiden können. Farmer fügt hinzu, in den meisten Fällen sei dieser Punkt nicht nachzuweisen, er könne ihm daher eine Bedeutung nicht beilegen, immerhin zöge er es vor, das Gesammtgebilde Centrosphäre und nicht Centrosom zu nennen, da es ihm etwas mehr als ein Centrosom vorzustellen scheine.

Da es uns bei den Braunalgen gelungen ist, das Fortbestehen der Centrosomen von einem Kerntheilungsschritt zum anderen festzustellen, so dürfen wir auch ein solches Fortbestehen für andere mit Centrosomen ausgestattete Pflanzen annehmen. In diesem Sinne hatte ich mich seiner Zeit schon für *Pellia* geäussert[4]). Dass es unendlich schwer fällt, ein solches Centrosom, wie es die Braunalgen an ihren Kernen führen, im inactiven Zustande nachweisen, das haben wir in den Oogonien von *Fucus* erfahren. Daher negative Ergebnisse in allen solchen Fällen mit Vorsicht zu verwerthen sind.

Ob die dauernd in Ruhezustand getretenen Zellen ihr Centrosom einbüssen, wird somit auch nicht den negativen Befunden ohne Weiteres zu entnehmen sein. Im Thierreich ist ja thatsächlich der Nachweis eines Fortbestehens der Centrosomen in älteren

---

1) In Bd. VII, p. 248 der von Schwalbe herausgegebenen Morphol. Arbeiten.

2) On the Occurrence of Centrospheres in *Pellia epiphylla*. Ann. of Bot., Vol. VIII, 1894, p. 219.

3) Karyokinetische Probleme. l. c., p. 175.

4) Ebenda.

Zellen für eine Anzahl von Fällen erbracht[1]); im Pflanzenreich möchte man auf das Fortbestehen der Centrosomen, wo solche die Kerntheilung zuvor beherrschten, aus der Leichtigkeit schliessen, mit welcher auch ältere Zellen unter gegebenen Umständen in neue Theilungsthätigkeit eintreten. Dabei bleibt es ja freilich möglich, dass jene Rückkehr zum embryonalen Zustand auch die Neubildung seines Centrosoms veranlassen könne.

Wir vermochten bei *Fucus* das Kinoplasma zwischen zwei Theilungsschritten der Kerne vom übrigen Cytoplasma nur dann zu unterscheiden, wenn diese Theilungsschritte rasch aufeinander folgten. Hingegen war das Kinoplasma überhaupt nicht sicher erkennbar zwischen dem zweiten und dritten Theilungsschritt in den Oogonien und auch nicht zu erkennen in dem fertigen Ei. Bei *Erysiphe* konnte hingegen Harper auch an fertig ausgebildeten Kernen noch das Kinoplasma unterscheiden, freilich war es da auf eine kleine, abgeplattete Scheibe reducirt, die der Kernwand dicht anlag. — Bei Diatomeen, die doch meist auch dem Pflanzenreich zugezählt werden, besteht das von Bütschli zuerst als solches gedeutete Centrosom[2]) auch während der Kernruhe fort. Es liegt nach Lauterborn[3]) bei *Surirella* in der Einbuchtung des ruhenden Kerns, tritt zu Beginn der Kerntheilung aus dieser hervor und wird zum Mittelpunkt einer ausgeprägten Strahlung. In der Ruhe ist es ohne ausgeprägte Strahlung, ein „nacktes“ Centrosom. In der unmittelbaren Nähe dieses Centrosomes tritt ein sehr kleines, blasses Kügelchen auf, das unter steter Volumzunahme gegen die Oberfläche des Kerns hinrückt und der „Centralspindel“ in der Theilungsfigur den Ursprung giebt[4]). Für eine solche Anlage der Centralspindel müssten freilich zunächst noch weitere Anknüpfungspunkte entweder bei thierischen oder bei pflanzlichen Objecten gefunden werden.

Die am weitesten reichende Sonderung der kinoplasmatischen Substanz im Cytoplasma dürfte wohl durch jene Fälle thierischer

1) Vergl. Flemming's Bericht, 1895, p. 396 ff., ausserdem Boveri, Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies etc. Verhandl. d. phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg, N. F., Bd. XXIX, p. 1 und die citirten Abhandlungen von Heidenhain.

2) Ueber die sogenannten Centralkörper der Zelle und ihre Bedeutung. Verhandl. d. naturh.-med. Vereins zu Heidelberg, N. F., Bd. IV, 1891, p. 535.

3) Untersuchungen über Bau, Kerntheilungen und Bewegung der Diatomeen, 1896, p. 55, 86.

4) l. c., p. 89.

Spermatocyten geboten sein, wo das Kinoplasma als abgegrenzter Körper im Cytoplasma während der Zellruhe fortbesteht und auch distincte Centrosomen einschliesst[1]).

Da es uns gelungen war, Centrosomen sowohl bei Thallophyten als auch bei Bryophyten als Bestandtheile des Zellleibes nachzuweisen, strengten wir, trotz dauernd negativer Befunde, alles an, um ein ähnliches Ergebniss auch für Pteridophyten und Phanerogamen zu gewinnen. Doch alle diese Bemühungen waren vergeblich. Auch die Vorstellung, welche durch die Vielpoligkeit der Spindelanlage erweckt wurde, es seien zahlreiche Centralkörper im Heidenhain'schen Sinne da, die sich schliesslich zur Fertigstellung der zweipoligen Spindel in zwei Mikrocentren sammeln, musste aufgegeben werden. Es stellte sich bei eingehendster Untersuchung heraus, dass dem Cytoplasma dieser Zellen weder individualisirte Centralkörper noch abgegrenzte Mikrocentren zukommen. Wir mussten uns diesem Endergebniss fügen, das uns auf andere Bahnen zur Lösung des Problems hier hinwies.

Dass die Kernspindeln in den Sporen der Pollenmutterzellen der Pteridophyten und Phanerogamen mehrpolig angelegt werden, hatten Belajeff[2]), Farmer[3]), ich selbst[4]) bereits festgestellt. Zur Centrosomenfrage wollte Belajeff sich nicht bestimmt aussprechen[5]), Farmer stellte die Existenz der Centrosomen in den Pollenmutterzellen von Lilien auf Grund der Mehrpoligkeit der Spindelanlagen in Abrede[6]), ich selbst liess es damals noch dahingestellt, ob nicht eine Mehrzahl von Centrosomen eine Mehrzahl von Polen an den Spindelanlagen veranlasse und eine spätere Vereinigung dieser Centrosomen an zwei Polen erfolge[7]). Jetzt wurden wir dahin geführt, die Bildung der Kernspindel ohne Centrosomen an den kinoplasmatischen Aufbau des Zellleibes der Pteridophyten und Phanerogamen anzuknüpfen. Diesem Wege folgten die Untersuchungen

---

1) Vergl. beispielsweise das Bild Taf. IV, Fig. 1 bei Drüner, Studien über den Mechanismus der Zelltheilung. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 29, N. F., Bd. 22, 1894, p. 271.

2) Zur Kenntniss der Karyokinese bei den Pflanzen. Flora, Ergänzungsband, 1894, p. 433.

3) Ueber Kerntheilung in *Lilium*-Antheren, besonders in Bezug auf die Centrosomenfrage. Flora 1895, p. 56.

4) Karyokinetische Probleme. l. c., p. 177.

5) l. c., p. 441.

6) l. c., p. 58 ff.

7) l. c., p. 178.

der Herren Osterhout und Mottier. Er war auch entschieden der richtige. Es gelang auf demselben, den Ausgangspunkt für die Spindelbildung in dem Fadengerüst des Kinoplasmas zu finden und in der Anordnung seiner Fäden alle Phasen zu verfolgen, die durch die mehrpoligen Spindeln zu den zweipoligen führen. Die Violettfärbung der Kinoplasmafäden, die bei richtiger Anwendung des Orangeverfahrens sich erzielen liess, erleichterte sehr die Aufgabe. So stellte sich in den Sporenmutterzellen von *Equisetum* der Ursprung der Kernspindeln als äusserst multipolar heraus[1]). Die zahlreichen zugespitzten Pole der Anlage waren aber weiter nichts, als die Ansatzstellen der Kinoplasmafäden an das Kammerwerk des Trophoplasmas, oder auch an die Hautschicht. Etwas weniger polreich waren die Spindelanlagen in den untersuchten Pollenmutterzellen[2]), sonst von nämlichem Ursprung. Es war durch alle Zwischenzustände zu verfolgen, wie zunächst radial gestreckte, dann tangential den Kern umspinnende Kinoplasmafäden, nach aussen zusammenschliessend, sich zu Büschel vereinigten und wie die Fasern dieser Büschel beim Schwinden der Kernwandung in die Kernhöhle dringend, an die Chromosomen ansetzten. Von den zahlreichen Fadenbüscheln begannen alsbald die meisten sich zu verkürzen, ihre Spitze entfernte sich immer mehr von der Zelloberfläche, sie flachten sich ab und wurden schliesslich ganz eingezogen. An zwei gegenüberliegenden Stellen der Kernoberfläche rückte andererseits eine Anzahl Büschel zusammen, um durch ihre Vereinigung endlich die zweipolige Kernspindel zu erzeugen. Von Centrosomen war an den spitzen Enden der Büschel nichts zu bemerken. Allenfalls sah man dort eine schwache Anschwellung, einen Knotenpunkt, welcher der Ansatzstelle des Complexes an die Hautschicht oder an das Trophoplasma entsprach. Eine so multipolare Anlage der Kernspindel, wie sie bei *Equisetum* gegeben war, machte die Möglichkeit individualisirter Centrosomen von vornherein sehr unwahrscheinlich, auch würde eine Verschmelzung etwaiger Centralkörper zu je einem Mikrocentrum durch die Art der Einziehung der meisten Kinoplasmabüschel thatsächlich wenig gefördert werden.

Wir gelangten schliesslich zu dem Endergebniss, dass den Pteridophyten und den Phanerogamen, so weit zum mindesten als die Untersuchungen reichen, individualisirte Centrosomen abgehen,

---

1) Vergl. die Tafeln I und II dieser Studien.

2) Vergl. die Tafeln III bis V dieser Studien.

dass dafür aber das Fadenwerk des Kinosplasma bei diesen Pflanzen zu einer Ausbildung gelangt, welche eine anderweitige Anlage der Theilungsspindel ermöglicht. Diese besondere Ausbildung des kinoplasmatischen Systems in dem Cytoplasma der höher organisirten Gewächse hängt wohl mit der besonderen Verwerthung der Verbindungsfäden für die Vollziehung der Zelltheilung zusammen. Um in der That als Verbindungsfadencomplex später den ganzen Zellraum durchsetzen zu können, muss das die Verbindungsfäden bildende Plasma in bedeutender Menge innerhalb des Cytoplasma auftreten können. Zur Zeit der Zellplattenbildung nimmt der Verbindungsfadencomplex in Pollenmutterzellen bei weitem den grössten Theil des Zellraumes in Anspruch.

Die Untersuchungen des Herrn Dębski über die Kerntheilung bei *Chara fragilis* stellten dort, entgegen anders lautenden Angaben, das Fehlen von individualisirten Centrosomen und auch sonstige Verhältnisse fest, die an die karyokinetischen Vorgänge bei Pteridophyten und Phanerogamen anknüpfen. Andererseits bot aber auch die Kerntheilung der Characeen Vorgänge dar, welche sich von den für *Basidiobolus* und wohl auch für *Spirogyra* giltigen ableiten lassen. Die Characeen dürften in einer von jenen Thallophyten bereits eingeschlagenen Richtung nur noch weiter vorgeschritten sein, auf einem Wege, ähnlich demjenigen, der auch zu dem bei Pteridophyten und Phanerogamen herrschenden Verhalten führte.

Wir hätten somit im Pflanzenreich einerseits Fälle mit individualisirten Centrosomen, um welche das Kinoplasma sich zur Zeit ihrer Thätigkeit sammelt, sicher constatirt sind andererseits Fälle, welche abwechselnd thätige und ruhende, gegen das umgebende Trophoplasma abgegrenzte Kinoplasmamassen ohne Centrosomen aufweisen, endlich auch Fälle, in welchen kinoplasmatische, in dem Cytoplasma auftretende Fadencomplexe die Kerntheilungsvorgänge beherrschen.

Ein dominirend trophoplasmatischer Aufbau der Protoplasten scheint eine Ausbildung abgegrenzter Kinoplasmamassen, in diesen auch wohl noch individualisirter Centrosomen, zu fördern, während umgekehrt ein zu dominirendem Einfluss gelangender kinoplasmatischer Aufbau solche Individualisirungen und Abgrenzungen ausschliesst.

Dass der Hautschicht der Protoplasten wohl in allen Fällen eine kinoplasmatische Natur zukommt, habe ich zuvor schon wahrscheinlich zu machen gesucht.

In Uebereinstimmung mit Belajeff[1]) glaubte ich in den Pollenmutterzellen von *Larix* und von *Lilium* gefunden zu haben, dass während der Metakinese des ersten Theilungsschrittes eine zweite Längsspaltung der Chromosomen sich vollzieht[2]). Zu denselben Ergebnissen gelangte zunächst auch Farmer[3]). Unsere Beobachtungen waren, soweit es sich um die Erscheinungen des Vorgangs handelte, nicht unrichtig, doch deren Deutung unzutreffend. Aus den scheinbar nur je zwei einfache Stäbchen bietenden Elementen der Kernplatte gingen während der Metakinese zwei ◊ hervor, die einander die freien Schenkelenden zukehrten und in zarter Gestalt von den sich contrahirenden Spindelfasern nach den Polen gezogen wurden. Es schien als sei jedes V das Spaltungsproduct eines jener bis dahin einfachen stäbchenförmigen Chromosomen, und als habe sich dessen Spaltung bis zu jener Stelle fortgesetzt, welche schliesslich allein die beiden Schenkel der V vereinigt. Da eine sicher nachweisbare Längsspaltung der Chromosomen in den Pollenmutterzellen aber auch im Knäuelstadium während der Anaphase des Mutterkerns schon erfolgt, so scheinen somit in diesem ersten Theilungsschritt der Pollenmutterzellen zwei Längsspaltungen der Chromosomen einander zu folgen. Da lag die Vermuthung nahe, dass eine weitere Längsspaltung der Chromosomen bei der Theilung der Pollenmutterzellen unterbleiben, dass ihr zweiter Theilungsschritt somit ohne Längsspaltung sich vollziehen werde. In der That kam ich auch zu dem Ergebniss, dass die Segmente der Kernplatte in der zweiten Kernspindel aus V-förmigen Chromosomen hervorgehen, deren beiden Schenkel sich mehr oder weniger vollständig aneinander legen, dass keine Längsspaltung mehr stattfindet, die beiden Schenkel eines jeden V vielmehr sich von einander trennen, um nach den entgegengesetzten Polen der Spindel zu gelangen[4]). An der richtigen Deutung der Vorgänge beim ersten Theilungsschritt in den Pollenmutterzellen begann ich weiterhin aber zu zweifeln. Bei *Larix* zeigten sich die Chromosomen während der Prophasen in allen Präparaten so verklumpt, dass der für die Beobachtung ungünstige Zustand sehr wohl einzelne Entwickelungsvorgänge verdecken konnte. Andererseits musste ich mir sagen, dass, wenn bei *Larix* die so häufig kreuz-

1) l. c., p. 435, 439.
2) l. c., p. 186.
3) Flora 1895, p. 63.
4) l. c., p. 190.

förmigen Elemente der Kernplatte in der ersten Spindel aus zwei einfachen, ⌣-förmig gekrümmten, nur an der Umbiegungsstelle vereinigten Chromosomen gebildet sein sollten, die Längsspaltung in jedem der beiden Arme des Kreuzes, bei aufrecht gedachter Spindel, sich vertical und nicht, was thatsächlich der Fall ist, horizontal vollziehen würde. Die Kreuzform der Elemente in der Kernplatte von *Larix* und die Art, wie ihre Spaltung in den Metaphasen vor sich geht, hätten durch die Annahme einer U-förmigen Umbiegung und darauf folgenden Verschmelzung von je zwei Chromosomen ihre einfache Erklärung finden können, doch ich wagte diese Erklärung noch nicht, da ich vergeblich auch in den Pollenmutterzellen von *Lilium* nach einer solchen Zusammenfaltung der durch die erste, während der Prophasen vollzogene Längsspaltung erzeugten Chromosomenpaare suchte. Meine Präparate von *Lilium* waren, wie es sich zeigte, zur Feststellung dieses Vorgangs auch nicht günstig, es fehlten in denselben die entscheidenden Stadien. Herr Mottier übernahm es nun, nach den entscheidenden Entwickelungszuständen und nach besonders günstigen Objecten für die zu entscheidende Aufgabe zu suchen. Während er mit ihrer Lösung beschäftigt war, erschien ein Aufsatz von Farmer und Moore, welche mit gewissen Abweichungen den Vorgang, so wie er mir vorschwebte, bereits schilderten[1]). Farmer und Moore verlegten den ganzen Schwerpunkt ihrer Untersuchung nur in den ersten Theilungsschritt der Pollenmutterzellen und beschränkten sich für den zweiten Theilungsschritt auf die Bemerkung, er spiele sich im wesentlichen so wie in den vegativen Zellen der betreffenden Pflanzen ab[2]). Für mich hatte aber die Feststellung der Thatsache, dass eine zweite Längsspaltung in den Metaphasen bei dem ersten Theilungsschritte in der Pollenmutterzelle nicht erfolge, eine weitgehende Bedeutung. Ich war in den Pollenmutterzellen von *Larix* und *Lilium* zu dem Ergebniss gelangt[3]), dass der zweite Theilungsschritt ohne Längsspaltung, nur durch Quertheilung sich vollziehe; fand nur eine Längsspaltung bei dem ersten Theilungsschritt statt, so rückte damit die ganze Viertheilung der Pollenmutterzellen in jene Theilungsart ein, die als Reductionstheilung bei den Thieren bezeichnet worden

---

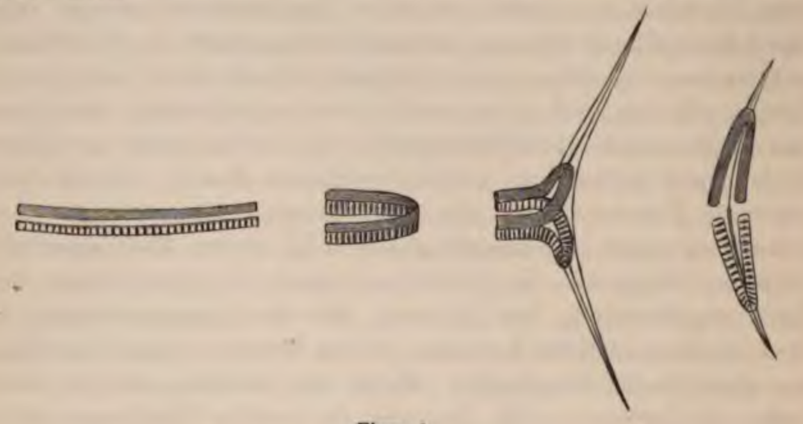
1) On the essential Similarities existing between the heterotype nuclear divisions in Animals and Plants. Anat. Anzeiger, Bd. XI, 1895, p. 71.

2) Ebendaselbst, p. 71.

3) Karyokinetische Probleme, p. 190.

ist und deren Existenz im Pflanzenreich mir bisher ganz unwahrscheinlich war. Daher ich auch den Ausfall unserer Untersuchung, als er schliesslich zu diesem Ergebniss geführt hatte, immer von Neuem prüfte, um nach Möglichkeit einen Irrthum auszuschliessen. Waren doch der Irrwege schon genug, die auf diesem Gebiete eingeschlagen worden waren, um endlich, so schien es, der Wahrheit etwas näher zu kommen. Zeitweise hatten gewisse Bilder in den Pollenmutterzellen von *Podophyllum*, die auf eine Längsspaltung beim zweiten Theilungsschritt hinzuweisen schienen, mein Urtheil wieder ins Schwanken gebracht. Um so werthvoller war es mir, von Guignard, den ich als Forscher so hoch schätze, die briefliche Nachricht zu erhalten, er sei zu dem Ergebniss gelangt, dass eine Längsspaltung bei dem zweiten Theilungsschritt in den Pollenmutterzellen von *Lilium* nicht stattfinde. Damit waren auch meine Zweifel gehoben, und als sie sich später dennoch wieder einstellten und die ausserordentliche Schwierigkeit der Untersuchung mir immer wieder einen Irrthum als möglich erscheinen liessen, führten doch erneuerte Untersuchungen der Mottier'schen Präparate stets zu demselben, gegen eine Längsspaltung beim zweiten Theilungsschritt lautenden Resultate. Im Besonderen waren es die Ergebnisse der Embryosackforschung bei Liliaceen, die über Längsspaltungen in allen Theilungsschritten berichten, welche ein immer neues Aufleben der alten Zweifel veranlassten. Sollte also trotzdem, was ich nicht hoffe, ein Irrthum in der Deutung des zweiten Theilungsschrittes hier unterlaufen, so bin ich mir bewusst, alles gethan zu haben, was in meinen Kräften lag, um diesen Irrthum zu vermeiden. — Das Ergebniss der Untersuchung lautet somit dahin, dass beim zweiten Theilungsschritt der Pollenmutterzellen die Chromosomen in V-förmiger Gestalt sich aus dem Knäuel heraussondern und dass am Schluss der Prophase die beiden Schenkel der V sich mehr oder weniger vollständig aneinander legen. Dadurch scheinen die Elemente der Kernplatte einer Längsspaltung ihre Entstehung zu verdanken. In der That ist ein Bild, welches auf solche Weise durch Zusammenfaltung eines Chromosoms zu Stande kommt, kaum anders als dasjenige, das durch Längsspaltung entstanden wäre. Nur das Studium aller jener Stadien, welche zu diesem definitiven Zustande führen, kann über dessen Bedeutung aufklären. Hat es doch auch bei dem ersten Theilungsschritt in denselben Pollenmutterzellen so lange gedauert, bis es gelang, die Faltung der Chromosomenpaare vor Eintritt in die Kernplatte nachzuweisen. Im Resultate hat man also in der Kern-

platte der zweiten Theilungsspindel Elemente vor Augen, die aus ursprünglich V-förmigen Chromosomen hervorgegangen sind, deren beide Schenkel sich mehr oder weniger vollständig bei *Lilium*, oft ganz vollkommen bei *Podophyllum* aneinander legten. Diese Elemente haben sich in der nämlichen Form bei Beginn des zweiten Theilungsschrittes aus den Tochterkernen herausdifferenzirt, wie sie in dieselben in den Anaphasen des ersten Theilungsschrittes eingetreten waren. In ein volles Ruhestadium waren diese Tochterkerne nicht getreten, so dass diese Continuität der Form der Chromosomen sich in denselben fast ohne Unterbrechung verfolgen liess.



Figur 1.

Das Bild der Vorgänge, die sich in Pollenmutterzellen abspielen, gestaltet sich somit jetzt folgendermassen: Entwirrung und Kürzung des Kernfadens. Seine Trennung in einzelne Chromosomen und Vollendung der schon begonnenen Längsspaltung derselben. Verkürzung und U-förmige Umbiegung dieser Chromosomenpaare, wobei die beiden Schwesterchromosomen miteinander mehr oder weniger vollständig verschmelzen. Weitere Verkürzung und Verdickung dieser Chromosomenpaare, wobei die Schenkel des Doppel-U sich einander nähern und in dieser oder jener Weise miteinander vereinigen.

Findet die Vereinigung der beiden Schenkel der U ihrer ganzen Länge nach statt, so ergiebt sich das stäbchenförmige Gebilde wie meist bei *Lilium;* bleiben die Enden der beiden Schenkel frei, so entstehen Y-förmige Gebilde wie bei *Larix;* vollzieht sich die Verschmelzung nur an den Enden der U, so bilden sich Ellipsen oder

Ringe, wie unter Umständen bei *Lilium* und häufig bei *Podophyllum*. Die beiden Schenkel drehen sich gleichzeitig oft umeinander, was die Bilder complicirt. Die Verschmelzung der Schenkel wird von einem Auseinanderweichen der Umbiegungsstellen der beiden Schwesterchromosomen begleitet, die sich somit in der Nähe dieser Umbiegungsstelle entsprechend krümmen. Das giebt bei *Lilium* in der Frontansicht meist ✚-förmige, seltener ◇-förmige, bei *Larix* vorwiegend ✚-förmige, bei *Podophyllum* entweder ✚-förmige oder ◇-förmige Bilder.

Sehen wir von jenen eben angedeuteten untergeordneten Verschiedenheiten ab, so lässt sich das Wesen des Vorgangs im ersten Theilungsschritt für jedes einzelne Chromosomenpaar durch das vorstehende Schema (Fig. 1) verdeutlichen. Im zweiten Theilungsschritt durch das folgende Schema (Fig. 2):



Figur 2.

Der erste Theilungsschritt in den Pollenmutterzellen ist mit jenem Theilungsmodus der Kerne verglichen worden[1]), den Flemming als den heterotypischen unterschieden hat[2]). Er deckt sich aber thatsächlich nur zum Theil mit dem Flemming'schen Schema[3]), immerhin mag er in Hinblick auf die auch von Zoologen für ähnliche Theilungsvorgänge gewählte Bezeichnung hier so genannt werden. Thatsächlich stimmt der in Betracht kommende Theilungsmodus in den Pollenmutterzellen mehr mit demjenigen überein, der von Flemming als homoeotypischer geschildert wurde[4]).

1) J. Bretland Farmer and J. E. S. Moore, On the essential Similarities existing between the heterotype nuclear division in Animals and Plants. Anat. Anzeiger, Bd. XI, 1895, p. 76.

2) Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 39, 1887, p. 448.

3) l. c., Taf. XXVI, B.

4) Ebenda, p. 449 und Schema Taf. XXVI, C.

In den Pollenmutterzellen von *Lilium*, das ich noch als concretes Beispiel herausgreife, spielen sich die beiden Theilungsschritte folgendermassen ab: Quertheilung des Kernfadens in zwölf Chromosomen, welche sich der Länge nach spalten. Umbiegung jedes Chromosomenpaares in U-förmiger Gestalt. Beförderung der beiden Schwesterchromosomen in ◊-förmiger Gestalt nach den Spindelpolen. Quertheilung der zwölf V-förmigen Tochterchromosomen in der zweiten Metaphase an dem Vereinignngspunkte der Schenkel. — Die Zwölfzahl der Chromosomen, die bei der Sonderung derselben aus dem Kernfaden des Mutterkerns bereits gegeben war, fällt somit auch den Enkelkernen zu. Eine Reduction der Zahl findet während der beiden Theilungsvorgänge nicht statt, doch beruht thatsächlich der erste Theilungsschritt auf einer Längstheilung, der zweite auf einer Quertheilung der Chromosomen.

Vergleicht man nun dieses Ergebniss mit den neuesten Befunden in den thierischen Samen- und Eimutterzellen, so ergiebt sich eine auffällige Uebereinstimmung. Rückert giebt an[1]), dass bei der Eireifung von *Cyclops strenuus* und einiger anderer Copepoden eine frühzeitige Längsspaltung der Chromosomen des Mutterkerns Doppelfäden ergiebt, dass diese sich hierauf zu Doppelstäbchen verkürzen und letztere noch vor der Einreihung in die Kernplatte eine Quergliederung erfahren. Bei dem Theilungsschritt, der zur Bildung des ersten Richtungskörpers führt, werden die Chromosomenpaare entsprechend der ersten Längsspaltung getrennt und wandern nach den Spindelpolen auseinander. Bei dem zweiten Theilungsschritt, der den zweiten Richtungskörper liefert, findet aber keine weitere Längsspaltung statt, sondern es weichen die zuvor durch Quertheilung erzeugten Hälften der Tochterchromosomen zur Bildung der Enkelkerne auseinander. — Ganz entsprechend ist die Schilderung, welche Valentin Haecker von den Theilungsvorgängen in den Samen- und Eimutterzellen von *Cyclops brevicornis* entwirft[2]). Jene Theilung nun, durch welche die Querhälften der Chromosomen von einander getrennt werden, bezeichnen diese Beobachter als Reductionstheilung. Ich habe keine Bedenken, nach-

---

1) Die Chromosomenreduction bei der Reifung der Sexualzellen. Ergebnisse der Anat. u. Entwickelungsgesch., herausg. von Merkel und Bonnet, Bd. III, 1893, p. 544.

2) Ueber die Selbstständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandtheile während der Embryonalentwickelung von *Cyclops*. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 46, 1895, p. 579.

dem diese Theilungsart nunmehr für das Pflanzenreich constatirt ist, auch die betreffende Bezeichnung für dieselbe zu acceptiren. Es ist dabei nur festzuhalten, dass nach dem rein thatsächlichen Befunde eine Reduction der Chromosomenzahl bei dieser Theilungsart sich nicht vollzieht. Die Reductionstheilung würde somit, entsprechend den bis jetzt vorliegenden Fällen, in der Vertheilung der beiden Querhälften, und nicht wie sonst der Längshälften eines jeden Mutterchromosoms auf seine Tochterchromosomen bestehen. Die Zahlenreduction der Chromosomen vollzieht sich bei den Pflanzen in den Prophasen desjenigen Theilungsschrittes, auf den die Reductionstheilung erst folgt. Dass die in reducirter Anzahl sich einstellenden Chromosomen doppelwerthig seien, wird nur aus theoretischen Erwägungen angenommen, sie zeigen zunächst von dieser doppelten Zusammensetzung nichts. Morphologisch ist die Doppelwerthigkeit somit nicht vorhanden, wenn sie auch physiologisch in der That von Anfang an zu bestehen scheint. Denn die Krümmung, welche diese Chromosomen in ihrer halben Länge erfahren, und das Aneinanderlegen ihrer beiden Längshälften weist doch auf eine besondere Vertheilung der polaren Gegensätze in ihrem Innern hin. Deshalb aber die morphologisch thatsächlich vorliegende Zahlenreduction der Chromosomen in den Prophasen des ersten Theilungsschrittes in Sporen- und Pollenmutterzellen der Pflanzen als „Scheinreduction" zu bezeichnen, habe ich morphologische Bedenken. Würde es nicht zutreffender sein, von einer numerischen Reduction beim ersten, von einer qualitativen beim zweiten jener Theilungsschritte zu sprechen?

Doch um die Bezeichnungen ist es jetzt wohl weniger zu thun, als um die erfreuliche Thatsache, dass es endlich gelang, eine weitere Uebereinstimmung zwischen fundamentalen Vorgängen im Thier- und Pflanzenreich festzustellen. Es hatte Valentin Haecker somit Recht, als er diese Uebereinstimmung voraussah[1]). Das Erwünschte dieser Uebereinstimmung tröstet mich über die manchen Irrwege, die erst betreten werden mussten, bevor das, wie mir scheint, richtige Ziel erreicht wurde.

Nicht unwichtig scheint es mir, die Aufmerksamkeit noch darauf zu lenken, dass die V-förmig zusammengelegten Schwesterchromosomen des ersten Theilungsschrittes der Sporen- und Pollen-

---

1) Zur Frage nach dem Vorgange der Scheinreduction bei den Pflanzen. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 46, 1895, p. 741.

mutterzellen in senkrechter Ansicht oft Bilder ergeben, welche an die bekannten „Vierergruppen“ in den Samen- und Eimutterzellen der Thiere erinnern. Die Aehnlichkeit kann unter Umständen sehr auffallend werden. Man vergleiche beispielsweise nur die Fig. 1, Taf. II der Osterhout'schen Arbeit mit der Fig. 8, Taf. VII[1]) in der Abhandlung von O. v. Rath „Beiträge zur Kenntniss der Spermatogenesis von *Salamandra maculosa*“, oder mit der Fig. 14 u. 15, Taf. V[2]), in dessen Abhandlung „Zur Kenntniss der Spermatogenese von *Gryllotalpa vulgaris*“. Ich habe die Figur aus der Abhandlung des Herrn Osterhout herangezogen, weil sie gleichzeitig wohl zeigt, dass in den Sporenmutterzellen von *Equisetum* die Vorgänge sich nicht anders als in den Pollenmutterzellen abspielen.

Nach den jetzt giltigen Angaben, wie wir sie besonders für *Lilium* den vorzüglichen Arbeiten von Guignard verdanken[3]) und auch nach einer neuerdings von E. Sargant[4]) publicirten Untersuchung, würden alle drei Theilungsschritte, welche in der Embryosackmutterzelle von *Lilium* auf die Zahlenreduction der Chromosomen folgen, mit Längsspaltung der Chromosomen verbunden sein. Die Zukunft muss lehren, wie dieser Unterschied, der wie ein Widerspruch lautet, aufzuklären ist. In der That wäre zu erwarten, dass auf den ersten Theilungsschritt in der Embryosackmutterzelle von *Lilium*, da er die nämlichen Bilder einer heterotypischen Theilung wie der erste Theilungsschritt in den Pollenmutterzellen liefert, eine Reductionstheilung folge; doch für die Annahme einer solchen fehlen noch die Anknüpfungspunkte. Dieser Umstand war es auch, der in Herrn Mottier und in mir immer neue Zweifel an der Richtigkeit unserer Schlussfolgerung, die auf eine Reductionstheilung in dem zweiten Theilungsschritt der Pollenmutterzellen lautete, erweckte. Das veranlasste mich, die Prüfung an den Pollenmutterzellen immer von Neuem aufzunehmen. Der einzige Anknüpfungspunkt dafür, dass auch in der durch Guignard so eingehend studirten Embryosackmutterzelle von *Lilium* ein Vorgang sich abspielt, der noch zur Herstellung des Zusammenhanges führen könnte, ist die verschiedene Zahl von

1) Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 57. 1893.

2) Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 40. 1892.

3) Vergl. im Besonderen: Nouvelles études sur la Fécondation. Ann. d. sc. nat. Bot., 7e sér., T. XIV, 1891, p. 163.

4) The Formation of the sexual Nuclei in *Lilium Martagon*. Ann. of Bot. Vol. X, 1896, p. 468.

Chromosomen, welche der obere und der untere, aus der Theilung des Mutterkerns hervorgegangene Zellkern aufwiesen. Wie seit Guignard's Arbeiten bekannt[1]), weist nur der obere Tochterkern der Embryosackanlage von *Lilium* in seiner Kernplatte diejenige Zahl von Chromosomen auf, wie sie durch die numerische Reduction im Mutterkern hergestellt wurde. Dieser Kern ist es, der unter seinen Nachkommen den Eikern liefern wird. In der Kernplatte des unteren Tochterkerns, dessen Nachkommen keine generativen Aufgaben zufallen, ist die Zahl der Chromosomen weit grösser, eventuell doppelt so gross, als sie durch die numerische Reduction im Mutterkern zuvor geschaffen wurde. In den Prophasen des oberen und des unteren Tochterkerns der Embryosackanlage müssen sich somit Vorgänge abspielen, die zu dieser Verschiedenheit in dem weiteren Verhalten der beiden Kerne führen. Diese Vorgänge wird es vor Allem in Zukunft klarzulegen gelten. Als eine Differenz zwischen dem Verhalten der Pollenmutterzellen und der Embryosackanlagen von *Lilium* tritt uns hervor, dass die durch den ersten Theilungsschritt in der Embryosackanlage erzeugten Tochterkerne in ein viel vollständigeres Ruhestadium treten. An dieses Stadium könnten aber unmittelbar die Vorgänge anknüpfen, welche die späteren Unterschiede im Verhalten des oberen und des unteren Embryosackkerns bedingen.

Andererseits muss im Auge behalten werden, dass zwischen dem Verhalten der Pollenmutterzellen und der Embryosackmutterzellen der Phanerogamen bedeutende Unterschiede bestehen. Während die Pollenmutterzellen im Typus der Sporenmutterzellen homosporer Pteridophyten verblieben sind, haben sich die Embryosackmutterzellen der Phanerogamen von diesem Typus weit entfernt. Bei *Lilium* fällt sogar die Differenzirung der Embryosackmutterzelle mit der Ausbildung der Embryosackanlage zusammen[2]), da die Theilungen, welche die Embryosackmutterzelle zuvor auszuführen pflegt, hier unterbleiben.

Nicht ganz ausgeschlossen könnte vielleicht die Möglichkeit erscheinen, dass die Reductionstheilung nur in den Pollenmutterzellen stattfinde, aus den Theilungsvorgängen in der Embryosackmutterzelle aber eliminirt worden sei. Hat doch auch manche andere func-

1) Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire. Ann. d. sc. nat. Bot., 6e sér., T. XX, 1885, p. 334.

2) Ueber periodische Reduction der Chromosomenzahl. Biol. Centralbl., Bd. XIV, p. 822.

tionelle Differenzirung sich auf diesem Gebiete vollzogen. Doch der Umstand, dass im Mutterkern der Embryosackanlage von *Lilium* allem Anschein nach[1]) eine heterotype Theilung uns entgegentritt, muss zum Suchen nach einer auf dieselbe folgenden Reductionstheilung zunächst anregen.

Von besonderem Interesse wird es unter allen Umständen sein, die Theilungsvorgänge in den Sporenmutterzellen heterosporer Pteridophyten zu verfolgen, da man dort dem Ursprung der sich ausbildenden Verschiedenheiten leichter wird nachforschen können.

Bei den Thieren fällt die Reductionstheilung unmittelbar mit der Bildung der Geschlechtsproducte zusammen. Daher es auch nahe lag, dieser qualitativen Reduction eine physiologische Bedeutung für den Befruchtungsvorgang beizulegen. Das ist ja bekanntlich durch Weismann geschehen und mag auch berechtigt sein. Bei Pflanzen liegt jene Reductionstheilung von dem Befruchtungsvorgang weit ab, und damit steht zum Mindesten fest, dass sie nicht die Befruchtungsbedürftigkeit der Geschlechtsproducte bedingt. Bei Bryophyten ist die Bildung der Geschlechtsproducte von dem Reductionsvorgang durch das ganze, die eigentliche Moospflanze ausmachende Individuum, bei den Farnen durch das oft vieltausendzellige Prothallium getrennt. Immerhin liesse sich annehmen, dass durch diese qualitative Reductionstheilung auch bei jenen Organismen entsprechend verschiedene Individuen erzeugt werden, dass demgemäss deren Geschlechtsproducte mit verschiedenen Qualitäten in den Befruchtungsvorgang eintreten und somit in den Nachkommen neue Combinationen für die natürliche Zuchtwahl schaffen. Man kann sich in der That auf diesen Standpunkt stellen und im Sinne der Weismann'schen Theorie ihn zu verwerthen suchen. Ein Farnprothallium, dass mit solchen querhalbirten Chromosomen ausgerüstet ist, muss sie durch fortgesetzte Längsspaltung getreulich bis auf seine Geschlechtsproducte übertragen. Da nun ein Farnprothallium sowohl Spermatozoiden in seinen Antheridien, als auch Eier in seinen Archegonien producirt, so würde es sowohl männliche als auch weibliche Geschlechtsproducte individueller Art dem Befruchtungsvorgang zur Verfügung stellen. Die Befruchtung der eigenen Eier mit den eigenen Spermatozoiden hätte eine Summirung der individuellen, durch ein solches Prothallium vertretenen Eigenschaften zur Folge. Da die Geschlechtsproducte an den Farn-

---

1) Vergl. die Fig. 18—24 bei Sargant. l. c., Taf. XXIII.

prothallien aber nicht gleichzeitig reifen, vielfach die Antheridien bereits fehlen, wenn die Archegonien zur Entwickelung gelangen, so würde ja durch Kreuzung mit anderen Prothallien hinlänglich für Schaffung neuer Combinationen gesorgt sein. Die bei den Prothallien verschiedener Farne und denjenigen der Equiseten sich geltend machende Neigung zur geschlechtlichen Trennung und die sich weiterhin vollziehende Heterosporie schliesst weiterhin die Vereinigung der dem gleichen qualitativen Reductionsvorgang entstammenden Geschlechtsproducte ganz aus. Vielleicht ist es eben der letztere Umstand, der die Fixirung der Heterosporie in den meisten Abtheilungen der Pteridophyten und deren Festhaltung bei den Phanerogamen schliesslich veranlasst hat.

Ueber Befruchtung.

Von

Eduard Strasburger.

In meinem Aufsatz „Ueber periodische Reduction der Chromosomenzahl im Entwickelungsgang der Organismen“[1]) versuchte ich die Ansicht zu begründen, dass die in jedem Geschlechtskerne vertretene Zahl der Chromosomen jene ursprüngliche Zahl vorstellt, welche den Vorfahren in der vorgeschlechtlichen Zeit zukam. Die numerische Reduction der Chromosomen, die in den geschlechtlich erzeugten Organismen periodisch erfolgt, um die durch den Befruchtungsact verdoppelte Zahl der Chromosomen auf das ursprüngliche Verhältniss zurückzuführen, deutete ich als einen atavistischen Vorgang.

In der That kann ich mir die Entstehung einer geschlechtlichen Differenzirung, das heisst einer Nothwendigkeit der Ergänzung bestimmter, zuvor selbstständig sich weiter entwickelnder Fortpflanzungselemente, nicht durch einen vorausgegangenen Vorgang numerischer Reduction der Chromosomen denken. Wie sollte ein solcher Vorgang sich vollziehen, — gewissermassen in Vorahnung der noch nicht vorhandenen geschlechtlichen Differenzirung! Hingegen lässt sich wohl vorstellen, dass durch die Verdoppelung der Chromosomenzahl im Befruchtungsact Bedingungen geschaffen werden, die einen Reductionsvorgang, der die Zahl der Chromosomen in den Organismen wieder auf die ursprüngliche Zahl zurückführt, auslösen.

Diese Auslösung scheint, wie die Beobachtungen jetzt liegen, sich in sehr übereinstimmender Weise zu vollziehen. Ihr Verlauf dürfte somit, wie derjenige der Kerntheilung und Befruchtung über-

---

1) Annals of Botany, Vol. VIII, 1894, p. 281 und Biol. Centralbl., Bd. XIV, 1894, p. 817.

haupt, in den allgemeinen Eigenschaften des lebendigen Substrats begründet sein. Doch die Auslösung, die zu der numerischen Reduction der Chromosomen führt, erfolgt allem Anschein nach bei den verschiedenen Organismen nicht auf dem gleichen Entwickelungsstadium. Sie mag in bestimmten Fällen gleich auf die Befruchtung folgen, sie findet in anderen Fällen erst am Schluss der aus dem Befruchtungsvorgang hervorgegangenen Generation statt. Weiter zeigt es sich, dass der Reductionsvorgang sowohl mit der Bildung der Geschlechtsproducte eng verbunden sein, als auch von der Bildung der Geschlechtsproducte weit abliegen kann. Endlich schafft, wie wir das bei den höher organisirten Pflanzen feststellen konnten, die numerische Reduction der Chromosomen sofort die Bedingungen für die im nächsten Theilungsschritt erfolgende Reductionstheilung, oder es liegt, wie etwa bei *Salamandra*[1]), eine gewisse Anzahl von Kerntheilungen zwischen der numerischen Reduction der Chromosomen und deren Reductionstheilung.

Ob freilich in allen Fällen der numerischen Reduction der Chromosomenzahl eine Reductionstheilung folgen muss, ob wirklich der letztere Vorgang durch den ersteren mit Nothwendigkeit ausgelöst wird, müssen spätere Untersuchungen lehren. Zunächst bleibt denkbar, da unsere Erfahrungen auf diesem Gebiete noch sehr gering sind, dass noch andere Arten numerischer Reduction, die nicht von Reductionstheilung gefolgt werden, im organischen Reiche vorkommen. Das Studium der niederen Organismen könnte uns eventuell solche Reductionsvorgänge vorführen; die Uebereinstimmung der für höhere Pflanzen und für verschiedene Thiere festgestellten Reductionsvorgänge zeigt andererseits in der That, dass numerische und qualitative Reduction eng verknüpft sein müssen und sich vielleicht im Laufe der phylogenetischen Entwickelung causal bedingten.

Das Verhalten, welches grüne Fadenalgen zeigen, bei welchen die Bildung der Gameten sich ebenso wie diejenige der ungeschlechtlichen Schwärmsporen vollzieht, und deren Gameten den Schwärmsporen gleichen, scheint mir geeignet, uns über den Ursprung geschlechtlicher Vorgänge im organischen Reiche aufzuklären. Die Gameten von *Ulothrix zonata* entstehen ebenso wie die Schwärm-

1) O. v. Rath, Beiträge zur Kenntniss der Spermatogenese von *Salamandra maculosa*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 57, 1893, p. 107 ff.

sporen, sie unterscheiden sich von den ungeschlechtlichen Schwärmsporen nur durch die Zahl der Cilien und geringere Grösse, und sie können sich, wie Klebs ganz neuerdings zeigte[1]), parthenogenetisch weiter entwickeln. Ihre Neigung miteinander zu verschmelzen, dürfte durch den Mangel an gewissen Bestandtheilen der Protoplasten bedingt sein. Dieser Mangel kann ja als Reizursache wirken und Vorgänge auslösen, die auf chemotaktischem Wege die Gameten zusammenführen. Ich sprach früher die Ansicht aus, es könnte wohl Mangel an Kinoplasma in solchen Gameten herrschen und sich in sichtbarer Weise in der Reduction der Cilienzahl offenbaren, deren eingeschränkte Bildung ich in Beziehung zu dem Kinoplasmamangel brachte[2]). Die Annahme einer Beziehung der Cilien zu den Kinoplasmen hat in der Harper'schen Arbeit[3]) eine wesentliche Stütze gefunden, meine seiner Zeit ausgesprochene Anschauung hat also noch an Wahrscheinlichkeit gewonnen. Andererseits lässt sich doch kaum annehmen, dass die Gametenbildung bei *Ulothrix* mit numerischer und qualitativer Reduction der Chromosomen verbunden sein könne und dass in Folge solcher Vorgänge die Befruchtungsbedürftigkeit ausgebildet werde. Dem widerspricht ja auch unbedingt die Thatsache, dass sämmtliche Gameten zur parthenogenetischen Entwickelung sich befähigt zeigen.

Nicht anders verhält es sich bei der Siphonee *Protosiphon*, die Klebs neuerdings von *Botrydium* abgetrennt hat. Die Gameten dieser Alge hat der Experimentator ganz in der Gewalt zur parthenogenetischen Entwickelung ohne Copulation zu zwingen, vor Allem, wenn er die Gameten in ihrem letzten Bildungsstadium einer Temperatur von 25—27° C. aussetzt[4]).

Dass in den miteinander copulirenden Zellen von Spirogyren Reductionsvorgänge an Chromosomen die Copulationsfähigkeit bedingen sollten, lässt sich ebenfalls durch keinerlei Wahrnehmung stützen, wird andererseits auch durch bestimmte Thatsachen so gut wie ausgeschlossen. Klebs[5]) brachte in richtig vorbereitetem Stadium befindliche Fäden von *Spirogyra varians* auf eine Agar-Agar-Gallerte,

1) Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen, 1896, p. 313 ff.

2) Schwärmsporen, Gameten etc., p. 96.

3) Vergl. diese in diesen Studien.

4) Die Bedingungen der Fortpflanzung, p. 210.

5) l. c., p. 230.

in der sie ihre Lage nicht verändern konnten. Wo Zellen eines Fadens den Zellen eines anderen, mit denen sie copuliren konnten, nahe genug lagen, wurden Copulationsfortsätze getrieben und die Copulation vollzogen. Alle diejenigen Zellen, welche trotz vorhandener Disposition nicht in der Nähe anderer Zellen sich befanden, denen eine Copulation somit unmöglich gemacht war, blieben so zur gezwungenen Sterilität verdammt. Nach einiger Zeit, namentlich bei Zusatz einer verdünnten Nährlösung, nahmen nun solche Zellen ihr vegetatives Wachsthum wieder auf und führten Theilungen aus. Sterile *Spirogyra*-Fäden konnten durch Klebs[1]) zur Copulation veranlasst werden, wenn er sie in 2—4proc. Rohrzuckerlösung hell beleuchten liess, oder sie mit wenig Wasser direct in die Sonne stellte. Andererseits vermochte Klebs die Copulation durch Nährsalze zu verhindern. Durch schwach wasserentziehende, unschädliche Substanzen gelang es Klebs, in Copulation befindliche Spirogyren zur künstlichen Parthenogenesis zu zwingen. Er verhinderte durch das wasserentziehende Mittel die Vereinigung der sich zur Copulation anschickenden Protoplasten, und diese getrennt contrahirten Protoplasten wandelten sich zum Theil in vollkommene Sporen um, die bis auf die geringere Grösse den Zygoten glichen.

Bei solchen Pflanzen wie *Ulothrix*, *Spirogyra*, die keinen Wechsel verschiedener Generationen in ihrer Entwicklung aufweisen, lag es unter diesem Umstande nahe, Reductionsvorgänge bei der Keimung zu vermuthen. Da waren denn die eigenthümlichen, scheinbar ganz unerklärlichen Angaben über gewisse bei der Keimung der Conjugaten sich abspielenden Vorgänge willkommen. Bei den keimenden Zygoten der Desmidiaceen *Closterium* und *Cosmarium* theilt sich nach Klebahn[2]) der Keimkern zwei Mal, so dass vier Kerne entstehen, wonach erst eine Zweitheilung der Zellen folgt. Jede der beiden Zellen erhält zwei Kerne, von denen der eine klein bleibt, der andere sich vergrössert und schliesslich allein fortbesteht. Eine ähnliche Viertheilung der Kerne giebt Chmielewsky[3]) für die keimenden Zygoten von *Spirogyra* an. Die intimen Vorgänge bei diesen Theilungen sind bis jetzt unbekannt, doch wichtig ist es, bereits zu wissen, dass hier eine Viertheilung des Keimkerns sich

1) l. c., p. 233 ff.

2) Studien über Zygoten I. Die Keimung von *Closterium* und *Cosmarium*. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXII, 1891, p. 415.

3) Vergl.: Famintzin, Ueber d. Leistungen auf dem Gebiete der Botanik in Russland während des Jahres 1890, p. 16.

vollzieht, ähnlich wie Viertheilungen sonst bei Pflanzen die Reductionsvorgänge in den Zellkernen begleiten.

Ein Vergleich der Diatomeen mit den Desmidiaceen wird aber auf Grund der neuen Untersuchungen über die ersteren besonders instructiv. Dass Diatomeen und Desmidiaceen manche verwandtschaftliche Beziehung zu einander zeigen, gilt jetzt wohl als ausgemacht, um so belehrender ist die Verschiedenheit des Entwickelungszustandes, in welchem sich die charakteristische Viertheilung bei Desmidiaceen und bei Diatomeen einstellt. In den beiden zur Copulation sich anschickenden Individuen der Diatomeen *Rhopalodia*[1]) oder *Navicula*[2]) oder *Brebissonia*[3]) findet eine zweimalige Kerntheilung statt, die aber von nur einer Zelltheilung begleitet ist. So hat auch hier jede Zelle zwei Kerne erhalten, von denen auch hier der eine zum „Grosskern", der andere zum „Kleinkern" wird. Nach erfolgter Copulation zwischen je zwei gegenüber liegenden Zellen der beiden Individuen verschmelzen die Grosskerne, während die Kleinkerne zu Grunde gehen. Somit ist allem Anschein nach die nämliche Viertheilung, die bei Conjugaten während der Keimung der Zygote sich abspielt, hier, ganz ähnlich wie bei den Thieren, auf die Zeit der Bildung der Geschlechtsproducte verschoben und in unmittelbaren Dienst des Befruchtungsvorgangs gestellt. Dass die Viertheilung der Kerne in den copulirenden Individuen von *Rhopalodia* mit einem Reductionsvorgang verbunden sei, glaubt Klebahn aus den beobachteten Bildern wirklich entnehmen zu können[4]). — Die Auxosporenbildung spielt sich im Uebrigen sehr verschieden bei verschiedenen Diatomeen ab. Während in den geschilderten Fällen es die dem Befruchtungsvorgang entstammenden Zygoten sind, welche zu den Auxosporen auswachsen, können in anderen Fällen solche auch ohne Befruchtung entstehen. Da erscheint nun wieder belehrend eine Angabe von G. Karsten[5]) für *Synedra affinis*, bei welcher das zur Auxosporenbildung schreitende Individuum sich in zwei Zellen theilt, in diesen, die ohne alle Copulation zu Auxosporen anwachsen, sich eine zweite Zweitheilung des Kerns ohne Zelltheilung vollzieht, eine Ver-

---

1) H. Klebahn, Beiträge zur Kenntniss der Auxosporenbildung, I. *Rhopalodia gibba*. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXIX, 1896, p. 618.

2) G. Karsten, Untersuchungen über Diatomeen. Flora 1896, p. 288.

3) Derselbe. Flora 1897, p. 37.

4) l. c., p. 645.

5) Flora 1897, p. 33, 50.

schmelzung der beiden Kerne hierauf aber folgt. G. Karsten vermuthet „den einfachsten Fall einer Copulation" in diesem Vorgang, der sich innerhalb derselben Zelle vollzieht, während ich meine, dass es so erreicht wird, dass der mit halber Chromosomenzahl versehene Auxosporenkern wieder auf die den vegetativen Zuständen zukommende doppelte Chromosomenzahl gebracht wird. Denn dass in einer solchen *Synedra* die zwei Kerntheilungen durch den nämlichen Vorgang bedingt sind, der bei den anderen Arten die copulirenden Kerne liefert, liegt doch wohl nahe anzunehmen.

Dass die bei den Desmidiaceen und Diatomeen sich abspielenden Vorgänge durch allgemeiner wirkende Ursachen bedingt werden, liesse sich vielleicht durch Heranziehung gewisser Beispiele aus dem Thierreich stützen. So scheinen mir die von Schandinn in copulirenden *Actinophrys Sol* beschriebenen Vorgänge erst die Lücken zwischen Diatomeen und Desmidiaceen auszufüllen. Schandinn giebt an[1]), dass die Kerne der beiden sich zur Conjugation anschickenden, innerhalb einer Gallerthülle vereinigten Individuen von *Actinophrys Sol*, eine Theilung ausführen, wobei auch je ein Grosskern und je ein Kleinkern entsteht, und letzterer, von ein wenig Cytoplasma umgeben, also innerhalb einer kleinen Zelle, die Schandinn mit einem Richtungskörperchen vergleicht, von den grossen Individuen abgetrennt wird. In letzteren wiederholt sich die Kerntheilung nicht, es verschmelzen vielmehr jetzt beide Individuen und es folgt die Vereinigung ihrer Kerne. Der Keimkern theilt sich hierauf aber gleich und es entstehen zwei Tochtercysten, aus welchen nach einigen Tagen je ein junges Sonnenthierchen hervorgeht. — Da ist es doch, als wenn von den beiden Theilungsschritten, die bei den Diatomeen vor, bei den Desmidiaceen nach der Copulation erfolgen, bei *Actinophrys Sol* der eine auf die Zeit vor, der andere auf die Zeit nach der Copulation verlegt wäre.

Doch für uns ist vor Allem wichtig, an diesen Beispielen zu constatiren, dass eine zeitliche Verschiebung der Viertheilung, wohl mit Reductionsvorgang, im Entwickelungsgang der Organismen möglich ist. Von diesem Standpunkt aus wäre vielleicht auch das Verhalten von *Fucus* zu beurtheilen.

Bei *Fucus* haben wir constatirt, dass eine Reduction in den Kernen erst bei Anlage der Geschlechtsorgane sich vollzieht. Bei

1) Sitzungsber. d. Berliner Akad. d. Wiss., phys.-math. Klasse, 1896, p. 83.

Fucus liegt somit der Fall vor, dass der aus dem befruchteten Ei sich entwickelnde Thallus mit doppelter Chromosomenzahl in seinen Kernen ausgerüstet bleibt. Die Reduction findet erst statt, wenn die Anlage der Geschlechtsorgane beginnt. Ist nun anzunehmen, die Reduction sei im Entwickelungsgang von *Fucus* bis auf diesen Augenblick verschoben worden? und etwa denkbar, die Vorfahren von *Fucus*, vor erfolgter geschlechtlicher Differenzirung, hätten im Thallus nur die halbe Chromosomenzahl aufzuweisen gehabt? — Es wird von hohem Interesse sein, mit dieser Fragestellung an die Untersuchung anderer Braunalgen heranzutreten, welche ungeschlechtliche und geschlechtliche Generationen in ihrem Entwickelungskreis aufweisen. Es wäre ja immerhin auch noch möglich, es sei die ursprüngliche Generation bei *Fucus* verschwunden und nur die dem geschlechtlichen Vorgang erst entstammende zurückgeblieben. Eine solche Annahme erscheint ja von vornherein nicht ganz ausgeschlossen, liegen doch von der ursprünglichen geschlechtlichen Generation bei Angiospermen auch nur jene Entwickelungstadien vor, die mit der Bildung der Pollen- und Embryosackmutterzellen anheben und mit den generativen männlichen Zellen und dem Ei abschliessen. Für die Annahme einer ähnlichen Reduction der geschlechtlichen Generation bei *Fucus* liesse sich der Vergleich mit den nächst verwandten Gruppen der Phaeophyceen, den Cutleriaceen vielleicht heranziehen. Ist auch noch nicht der Entwickelungsgang der Cutleriaceen in allen Punkten sichergestellt[1]), so scheint doch bei demselben, besonders nach den Untersuchungen von Falkenberg[2]), ein Generationswechsel vorzuliegen, in welchem bei *Cutleria*, die als *Cutleria* bezeichneten, die Geschlechtsproducte bildenden Individuen mit den Schwärmsporen-bildenden, *Agloazonia*-ähnlichen abwechseln würden. Die Annahme, dass bei *Fucus* eine der beiden Generationen eine Reduction erfahren habe, würde freilich erst eine festere Stütze erhalten, wenn sich nachweisen liesse, dass die geschlechtlich erzeugte Generation bei *Cutleria* doppelt so viel Chromosomen als die ungeschlechtlich entstandene führt. Bei der *Agloazonia*-Form wäre dann etwa eine Reduction

---

1) Vergl. im Besonderen die Zusammenstellung von Sauvageau, Remarques sur la reproduction des Phèosporées. Ann. d. sc. nat. Bot., VIII. sér., T. II, 1896, p. 230 ff.

2) Die Befruchtung und der Generationswechsel von *Cutleria*. Mitth. aus der zool. Station zu Neapel, Bd. I. 1879.

der Chromosomenzahl in den Sporangien, dagegen keine solche bei der Bildung der Geschlechtsproducte in der *Cutleria*-Form, zu erwarten. Thatsächlich ist ein wesentlicher Unterschied in der Entwickelung der Geschlechtsproducte bei *Fucus* und bei *Cutleria* gegeben. Bei *Fucus* schreitet die Kerntheilung frei in den als Oogonien und Antheridien sich ausbildenden Anlagen fort und erst nach der letzten Kerntheilung folgt die Abgrenzung der Geschlechtsproducte, bei *Cutleria*[1]) werden dieselben in den Antheridien und den Oogonien, etwa so wie die Spermatozoidenmutterzellen bei den Bryo- und Pteridophyten, durch fortgesetzte Zweitheilung der Zellen erzeugt. Hingegen sind die Sporangien von *Agloazonia* einzellige Gebilde, in welchen somit eine der Sporenbildung vorausgehende freie Kerntheilung anzunehmen ist, auf welche die simultane Abgrenzung der Sporen folgt. — Doch auf diese Möglichkeiten sei hiermit nur hingewiesen, sie haben keinen anderen Zweck als weitere Untersuchungen anzuregen.

Hingewiesen sei hier aber noch darauf, dass nach den Untersuchungen des Herrn Dębski[2]) die Kerne, die bei Charen zur Bildung der Spermatozoiden Verwendung finden, ebenso viel Chromosomen wie die Zellen des Thallus dieser Pflanzen aufweisen. Bei *Chara* dürfte somit frühzeitig die Zahlenreduction der Chromosomen sich vollziehen. Ob nicht etwa der „Vorkeim“ der Charen doppelte Chromosomenzahl führt, werden spätere Untersuchungen zeigen.

Bei den Bryophyten, Pteridophyten und Phanerogamen fällt der Reductionsvorgang mit dem Generationswechsel zusammen und scheint mir ein besonders typisches Bild darzubieten. Das Verhalten jener Pflanzen war es auch, das mich zu der atavistischen Deutung des Reductionsvorgangs am meisten bestimmte. Aus dem Befruchtungsvorgang geht bei allen jenen Pflanzen eine Generation hervor, die der morphologische Vergleich als eine nachträglich eingeschaltete erscheinen lässt. Dieselbe wurde aus dem Befruchtungsproduct erzeugt und gewissermassen zwischen dieses und die Keimung der einstigen ungeschlechtlichen Vorfahren eingeschaltet, daher auch ganz naturgemäss der Reductionsvorgang an den Schluss dieser Generation fällt. Er stellt die Rückkehr zu dem Anfang der einst

---

1) Vergl.: J. Reinke, Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen über die Cutleriaceen des Golfes von Neapel. Nova Acta, Vol. XL, 1878, p. 59.

2) Vergl. seine Abhandlung in diesen Studien.

ungeschlechtlichen, weiterhin geschlechtlich gewordenen Generation vor. Keinerlei Verschiebung ist in diesem Falle erfolgt. Doch hat sich innerhalb jener Reihen der Pflanzen, welche zu den höchst organisirten Formen führten, bei den Pteridophyten, eine Reduction der ursprünglichen Generation eingestellt. Diese führte schliesslich dahin, dass diese Generation bei den Phanerogamen ganz ihre physiologische Selbstständigkeit eingebüsst hat und nur noch in Ueberresten fortbesteht.

Wie die Beispiele aus dem Thierreiche und wie die Diatomeen lehren, können die Reductionstheilungen unmittelbar zur Bildung der Geschlechtsproducte verwendet werden. Es muss alsdann nur die Bedingung erfüllt sein, dass die Bildung der Geschlechtsproducte an den letzten Theilungsschritt anschliesst. Dass aber die Reductionstheilungen nicht als solche die Befruchtungsbedürftigkeit der Kerne bedingen, das zeigt wohl in auffälligster Weise *Fucus* an. Es wäre ja, so sollte man meinen, nichts leichter gewesen als die Bildung der Geschlechtsproducte in den Oogonien von *Fucus* an die Reductionstheilung anzuknüpfen, und doch wurden beide Vorgänge durch einen Theilungsschritt getrennt. Dieser letzte Theilungsschritt erfüllt aber wiederum die Bedingungen, die an die Bildung der Geschlechtsproducte geknüpft sind, dass er deren Anlage unmittelbar vorausgeht.

Dass die Reduction die mit halber Chromosomenzahl versehenen Kerne nicht ihrer Entwickelungsfähigkeit beraubt, das zeigen wohl hinlänglich die Bryophyten und Pteridophyten an, die eine ganze vieltausendzellige Generation in ihrem Generationswechsel ausbilden, welche, im Verhältniss zu der geschlechtlich erzeugten Generation, nur die halbe Chromosomenzahl in ihren Zellkernen führt.

Die Befruchtungsbedürftigkeit der Geschlechtsproducte wird, so nehme ich an, durch einen Theilungsschritt bedingt, der unter Bedingungen erfolgt, welche die erzeugten Producte in die Unmöglichkeit versetzen, sich durch Ernährung zur selbstständigen Entwickelung emporzuschwingen. Daher auch der besonders beim Spermakern oft so auffällige Abschluss in eine enge generative Zelle. Wo hingegen die gegebenen Bedingungen nur diejenigen Vorgänge einschränken, ohne sie ganz auszuschliessen, die eine selbstständige Entwickelung der Geschlechtsproducte möglich machen würden, da stellt sich diese Entwickelungsfähigkeit, falls die Befruchtung unterbleibt, wenn auch nur langsam, wieder ein. So in

dem zuvor angeführten Beispiel von *Spirogyra*, wo die an der Copulation verhinderten Zellen, bei Zufuhr von Nährstofflösung, nach einiger Zeit ihre vegetativen Theilungen parthenogenetisch wieder aufnehmen.

Dass der Bildung der Geschlechtsproducte Kerntheilungen stets unmittelbar vorausgehen, das lässt sich durch zahlreiche Beispiele aus dem Pflanzenreiche belegen.

Bei Spirogyren werden die Zellen der zur Copulation sich anschickenden Fäden durch lebhafte Theilung kürzer. Bei Diatomeen geht eine zweimalige Theilung der Kerne dem Befruchtungsvorgang voran und zwar ist es, ganz wie bei den Thieren, die Reductionsviertheilung, die dazu verwandt wird, den Geschlechtskern befruchtungsbedürftig zu machen. In den Oogonien von *Fucus* fällt diese Aufgabe der Reductionsviertheilung nicht zu, es wird vielmehr nach vorausgegangener Kernruhe ein neuer Theilungschritt der Kerne ausgeführt[1]), der unmittelbar der Eibildung vorausgeht. Dieser Fall ist besonders instructiv, da, wenn der Reductionsviertheilung als solcher die Eigenschaft innewohnen möchte, das Ergänzungsbedürfniss in Kernen zu schaffen, dieses leicht auch bei *Fucus* zum Ausdruck hätte kommen können. Ist doch der Kerntheilungsvorgang, der die Befruchtungsbedürftigkeit schafft nur um einen Theilungsschritt von der Reductionstheilung entfernt. — So erfolgt auch, wie die Arbeit des Herrn Fairchild eingehend zeigt, eine Kerntheilung in den beiden vereinigten Zellen von *Basidiobolus* vor dem Copulationsvorgang der Kerne. Von den beiden in jeder Zelle erzeugten Kernen geht der eine zu Grunde, während der andere die Copulation vollzieht. Dieser Vorgang ist ganz unerklärlich, so lange man sich nicht auf den hier vertretenen Standpunkt stellt. An eine Reductionstheilung ist hier doch wohl nicht zu denken, schon aus dem Grunde auch nicht, weil nur ein einziger Theilungsschritt sich vollzieht. Thatsächlich liegt nach der vorausgegangenen Begründung auch keine Veranlassung mehr vor, nach einer Reductionstheilung hier zu suchen.

Nicht minder auffällig ist der Theilungsvorgang der Kerne, der sich in den Oogonien von *Cystopus candidus* vollzieht[2]). Er erfolgt in den schon längst abgegrenzten vielkernigen Oogonien und ver-

---

1) Klebs, Die Bedingungen der Fortpflanzung, p. 233.

2) Wager, On the Structure and Reproduction of *Cystopus candidus*. Ann. of Bot., Vol. X, 1896, p. 322.

doppelt nochmals dessen zahlreiche Kerne. Er vollzieht sich getrennt von den früheren Theilungen, nachdem das Antheridium bereits sich dem Oogonium anlegte, und findet gleichzeitig bei sämmtlichen Kernen statt. Alle so erzeugten Kerne wandern hierauf in das peripherische Plasma des Oogoniums, das als Periplasma ausgebildet werden soll, ein, und nur ein einziger Kern verbleibt als Eikern in der innern Plasmamasse, dem Ei. Aehnlich scheinen die Verhältnisse für *Peronospora* zu liegen[1]), und auf entsprechende Theilungsvorgänge der Kerne vor der Eibildung, beziehungsweise Eireife, weisen auch die Untersuchungen von Trow[2]) für *Saprolegnia* hin. Die überschüssigen Kerne sollen im letzteren Falle aufgelöst werden. Bei *Saprolegnia* wird dieser in den Oogonienanlagen sich vollziehende Theilungsschritt noch besonders belehrend dadurch, dass er in den Sporangien fehlt. „Weder eine Kerntheilung noch eine Kernverschmelzung findet in den Sporangien von *Saprolegnia* statt", wie in der Zusammenstellung der Untersuchungsergebnisse von Trow zu lesen ist[3]). Die in die Sporangienanlage eingewanderten Kerne werden dort zu den Kernen der ungeschlechtlichen Schwärmsporen; der Theilungsschritt vor der Reife in den Oogonienanlagen macht die eingewanderten Kerne derselben zu Geschlechtskernen.

Für alle Archegoniaten, Bryophyten und Pteridophyten ist die Theilung bekannt, die sich in der Centralzelle des Archegoniums unmittelbar vor der Befruchtung vollzieht und welche das Ei und die sog. Bauchkanalzelle liefert. Diese Theilung wird jetzt, wie mir scheint, erst in das richtige Licht gerückt, sie ist, wie ich sie kurz nennen möchte, die generative Theilung. Dieselbe Theilung habe ich vor Jahren schon in den Archegonien der Coniferen nachgewiesen[4]), und auch für Cycadeen, wo sie in Abrede gestellt war, gelang es jetzt Ikeno[5]) sie zu beobachten. — Aehnlich stellt sie sich, in nicht minder auffälliger Weise, bei der Bildung der männlichen Zellen von Gymnospermen und Angiospermen ein. Sie verdankt ebenfalls ihre Entstehung einem Thei-

1) Wager, Observations on the Structure of the Nuclei in *Peronospora parasitica* and on their behaviour during the formation of the Oospore. Ann. of Bot., Vol. IV, 1889, p. 135.

2) The Karyology of *Saprolegnia*. Ann. of Bot., Vol. IX, 1895, p. 625 ff.

3) l. c., p. 648.

4) Die Befruchtung bei den Coniferen, 1869, p. 7.

5) Botanical Magazin Tokyo, Vol. X, No. 115, 1896, p. 61.

lungsschritt, der, getrennt von den andern, erst unmittelbar vor Eintritt der Befruchtung in der Pollenschlauchspitze erfolgt. Von den beiden so erzeugten Spermazellen ist in den meisten Fällen nur eine bestimmt, ihre Function auszuüben; die Theilung, die sich vollzieht, kann somit nicht den Zweck haben, nur die Zahl der Geschlechtszellen zu vermehren; ja bei *Taxus* ist eine der beiden Zellen sogar rudimentär geworden[1]). In den Embryosäcken der Angiospermen ist von einer Trennung der Theilung, welche das Ei liefert, von den vorausgehenden nichts zu bemerken, doch erklärt sich das aus dem Umstande, dass die Theilungsvorgänge in jenen Embryosäcken überhaupt erst kurz vor dem Befruchtungsvorgange sich vollziehen und somit die Theilung, die das Ei liefert, so wie so in die richtige Zeit fällt. Wo zwischen Bestäubung und Befruchtung bei den Angiospermen eine längere Zeit verstreicht, so beispielsweise bei Orchideen, da wartet die Samenanlage mit ihrer Reifung auf die Annäherung des Pollenschlauches.

Von Boveri ging die Angabe aus[2]), dass die „Polkörperchen" der ersten Furchungsspindel im Ei von einem dem Spermatozoon zugehörigen „Centrosom" abzuleiten seien. Diese Angabe hat Boveri in einer besonderen Veröffentlichung vor Kurzem eingehend zu begründen gesucht[3]), und sie fand auch thatsächlich schon für eine ganze Anzahl von Objecten ihre Bestätigung. Freilich zeigte es sich zugleich, dass sie nicht die einzige Möglichkeit vorstelle, den Keimkern mit den nöthigen Centrosomen auszurüsten. Dieselben können auch vom Eikern stammen, der Spermakern dann ohne solche Begleitung sein[4]). In denjenigen Fällen, für welche sie gilt, führt das Spermatozoid ein Gebilde in das Ei ein, das sich dort mit Strahlen umgiebt und so als „Centrosom" erkennbar wird.

---

1) Ueber das Verhalten des Pollens und der Befruchtungsvorgänge bei den Gymnospermen. Histol. Beitr., Heft IV, 1892, p. 33. Vergl. dort auch die Angaben von Belajeff auf p. 13.

2) Ueber den Antheil des Spermatozoon an der Theilung des Eies. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morph. u. Phys. in München, Bd. III, 1887, p. 151.

3) Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies. Verhandl. d. phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg, Bd. 29, 1895, p. 1.

4) So nach Wheeler, Journ. of Morphol., Vol. 10, No. 1, 1895, im Ei von *Myzostoma glabrum*.

Nach den bei der Kerntheilung von *Fucus* gesammelten Erfahrungen war es mir von vornherein klar, dass, wenn überhaupt, das Spermatozoid dieser Pflanze nur ein winziges Centrosom in das Ei einführen könnte, und dass eine abgegrenzte Centrosphäre um dasselbe nicht zu erwarten sei. Ein unthätiges Centrosom, um welches die Strahlung fehlt, waren wir aber bei *Fucus* auch sonst nicht in der Lage nachzuweisen. Der sichere Nachweis der Einführung eines Centrosoms durch den Spermakern in das Ei wäre somit nur bei gleichzeitiger Strahlenbildung um dieses Centrosom möglich gewesen. Diese Strahlung stellt sich hier aber, im Gegensatz zu den thierischen Objecten, nicht ein. Ein guter Grund für diesen Unterschied ist freilich vorhanden, denn im Gegensatz zu den befruchteten Eikernen thierischer Eier tritt der Eikern von *Fucus* erst nach geraumer Zeit in den ersten Theilungsschritt ein. Eine Veranlassung zur sofortigen Activirung des Centrosoms bei *Fucus* ist somit nicht vorhanden. — Andererseits war festzustellen, dass zur Zeit ihrer Activirung die beiden Centrosomen an derjenigen Seite des Keimkerns sichtbar werden, die nachweisbar vom Spermakern abstammt. So spricht denn die Analogie mit den im Thierreich beobachteten Vorgängen in der That dafür, dass auch bei *Fucus* dem Spermakern die Einführung eines neuen dynamischen Centrums in das Ei zufällt. Vergleicht man meine Bilder, welche den Copulationsvorgang zwischen Spermakern und Keimkern bei *Fucus* vorführen, mit den photographischen Wiedergaben, die Wilson und Leaming für den gleichen Vorgang bei *Toxopneuses* veröffentlicht haben, so ist die Aehnlichkeit aller Vorgänge, ausgenommen die Strahlung um das neue dynamische Centrum, eine ganz auffällige.

Auch bei *Oedogonium*, wo Klebahn[1]), und bei *Vaucheria*, wo Oltmanns[2]) die Verschmelzung des Spermakerns mit dem Eikern beobachtet haben, ist von einer Strahlung im Cytoplasma während des Befruchtungsvorgangs nichts zu bemerken. Doch sind bei jenen Algen Strahlungen während der Kerntheilungsvorgänge bis jetzt auch noch nicht beobachtet worden, und hatte dort das Fehlen der Strahlung während der Befruchtung somit nichts Auffälliges.

---

1) Studien über Zygoten II, die Befruchtung von *Oedogonium Boscii*. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXIV, 1892, p. 247 ff. und Taf. III.

2) Ueber die Entwickelung der Sexualorgane bei *Vaucheria*. Flora 1895, p. 402 und Taf. IX.

Anders im ersten Augenblick bei *Fucus*, wo die Strahlungen so deutlich bei der Kerntheilung auftreten. Weitere Ueberlegung bringt freilich auch bei *Fucus* für das Fehlen der Strahlung während der Befruchtung, selbst bei Vorhandensein eines Centrosoms, einen einleuchtenden Grund, und derselbe Grund würde auch für *Oedogonium* und *Vaucheria* Geltung haben, wenn dort noch Strahlungen bei der Kerntheilung nachgewiesen werden sollten; denn auch bei *Oedogonium* und *Vaucheria* folgt nicht gleich eine Kerntheilung auf den Befruchtungsvorgang, ja sie liegt, da die Zygote einen Dauerzustand durchmacht, von der Befruchtung weit ab. Die Bilder, welche Klebahn und Oltmanns von der Copulation der Kerne bei den von ihnen untersuchten Algen entworfen haben, stimmen mit dem Vorgange bei *Fucus* sehr gut überein. Auch dort legt sich der im Augenblick der Verschmelzung verhältnissmässig noch kleine Spermakern kappenförmig dem Eikern an, um mit demselben zu verschmelzen. In den Eiern von *Sphaerotheca* und *Erysiphe* hat Harper[1]), in denjenigen von *Saprolegnia* hat Trow[2]), in denjenigen von *Cystopus* hat endlich Wager den Spermakern auf seinem Wege zum Eikern verfolgt, ohne etwas von Strahlungen an demselben zu bemerken. Bei diesen Pilzen geht die Vereinigung der beiden Geschlechtskerne nicht so rasch wie bei den Algen von statten, und sie pflegen bei ihrer Vereinigung annähernd schon gleiche Grösse zu zeigen.

Sehr wichtig ist es, dass nunmehr durch die Untersuchungen an *Vaucheria, Saprolegnia* und *Cystopus* festgestellt wurde, dass der Eikern nicht einer Verschmelzung von Kernen seine Entstehung verdankt, eine Möglichkeit, mit der ich noch zu rechnen hatte, als ich meinen Aufsatz über periodische Reduction der Chromosomenzahl schrieb[4]), und die jetzt noch schwieriger wie zuvor mit meiner Auffassung der Befruchtung in Einklang zu bringen wäre.

Dass uns in den Eiern der Pteridophyten, Gymnospermen und Angiospermen während der Vereinigung der Geschlechtskerne keine Strahlungen im Cytoplasma entgegen getreten, darf uns nach dem,

---

1) Ueber das Verhalten der Kerne bei der Fruchtentwickelung einiger Ascomyceten. Jahrb. f. wiss, Botanik, Bd. XXIX, 1896, p. 655.

2) The Karyology of *Saprolegnia*. Ann. of Bot., Vol. IX, 1895, p. 609.

3) On the Structure and Reproduction of *Cystopus candidus*. Ann. of Bot., Vol. X, 1896, p. 294.

4) l. c., p. 861, 862.

was wir über die Spindelbildung in den Pollenmutterzellen erfahren haben, keinesfalls mehr überraschen. Dass Centrosomen bei den Pteridophyten und Phanerogamen mit dem Spermakern in das Ei eingeführt werden sollten, erscheint uns in der That, nachdem wir uns von der Abwesenheit der Centrosomen in den Pollenmutterzellen überzeugt haben, so gut wie ausgeschlossen. Durchaus berechtigt erscheint aber, dass man bei diesen Pflanzen nach Centrosomen während der Befruchtung gesucht hat, und durchaus begreiflich, dass man sie auch zu finden meinte. Diese Ergebnisse waren eben beeinflusst durch die Entwickelung unseres Wissens und ermöglicht durch die Schwierigkeiten, mit welchen eine Sicherstellung der Thatsachen hier zu kämpfen hatte.

Die Entwickelungsgeschichte der Spermatozoiden bei Characeen, Bryophyten und Pteridophyten führte uns zu der Vorstellung, dass die vorderen cytoplasmatischen Abschnitte ihres Körpers aus Kinoplasma bestehen[1]). Die nahe Beziehung, welche dieser cytoplasmatische Abschnitt während seiner Ausbildung zum Zellkern zeigte, die Art seiner Tinction, die Uebereinstimmung dieser Tinction mit derjenigen der Cilien, alles bestärkte diese Deutung. Diese Deutung hat durch die hier publicirten Beobachtungen neue Stützen gewonnen. Von Interesse wird es übrigens jetzt sein, auch den Effect der Dreifärbungsmethode an den Spermatozoiden zu erproben. Der Rest, der bei der Entwickelung der in Betracht kommenden Spermatozoiden meist in Bläschenform zurückbleibt, kann vorläufig als Trophoplasma-Rest gelten, es lässt sich auch vermuthen, dass die in den Antheridien der Algen und Pilze nach Anlage von Gameten oder Spermatozoiden zurückbleibenden, so oft in den Schilderungen wiederkehrenden Reste die nämliche Natur besitzen. Ein Centrosom, oder ein besonderer Abschnitt in pflanzlichen Spermatozoiden, der einem solchen entspricht, ist hingegen bei den Pteridophyten nicht mehr anzunehmen, während für die Bryophyten, soweit sie Centrosomen an den Kernen führen, das Gegentheil zutreffen könnte. Bei den Pteridophyten findet hingegen allem Anschein nach Einführung von Kinoplasma in das Ei statt und ebenso dürfte Kinoplasma ohne individualisirte Centrosomen den Hauptbestandtheil der geringen Cytoplasmamasse in den männlichen Sexualzellen der Pollenschläuche der Phanerogamen

1) Schwärmsporen, Gameten etc., p. 113, 132, 143 und a. a. O.

bilden. Doch dies Alles bei nunmehr veränderter Fragestellung zu sichten und zu klären wird Aufgabe weiterer Untersuchungen sein.

Wie aus der Schilderung von Farmer und Williams und wie auch aus meinen Bildern hervorgeht, ist der Spermakern von *Fucus* im Augenblick seiner Vereinigung mit dem Eikern viel kleiner, doch viel substanzreicher als dieser. Der Eikern erscheint hingegen im Verhältniss weit ärmer an Chromatin. Ein ähnliches Verhalten war Klebahn bei *Oedogonium* während des Befruchtungsvorgangs aufgefallen[1]). — Wenn der Spermakern von *Fucus* zur Grösse des Eikerns nach der Vereinigung mit demselben herangewachsen ist, so gleicht er ihm auch in seinem Inhalt. Demgemäss lehrt *Fucus*, was auch andere pflanzlichen und thierischen Objecte stützen, dass nämlich ein Unterschied im Chromatingehalt bei den Sexualkernen wohl nicht bestehe. Beide sollen sie ja auch mit der gleichen Anzahl gleich gestalteter Chromosomen im Keimkern zur Vereinigung kommen. Hingegen fehlt bei *Fucus* dem Spermakern thatsächlich das Kernkörperchen und jenes Kernkörperchen, das er später erhält, erscheint wie eine Neubildung. Das ursprüngliche Fehlen des Kernkörperchens in den männlichen generativen Kernen, beziehungsweise den Spermakernen, ist früher schon verzeichnet worden[2]), im Besonderen von Zacharias[3]). Wenn wir also einerseits annehmen können, dass mit dem Spermakern in gewissen Fällen Centrosomen, in anderen Kinoplasma in das Ei eingeführt werden, so scheint es andererseits, als wenn die Spermakerne arm an jener Substanz wären, welche, wie wir zuvor zu begründen suchten, zur Ernährung und Activirung dieses Kinoplasmas in Beziehung steht. Das könnte die Unfähigkeit der Spermakerne, in selbstständige Theilung einzutreten, bedingen und zugleich erklären, warum deren selbstständige Theilung unter Umständen auch ohne Vereinigung mit dem Eikern innerhalb der Substanz des Eies möglich sei. Letzteres Verhalten konnte ja in Echinodermen-Eiern von den Gebrüdern Hertwig mit voller

---

1) Studien über Zygoten II. Die Befruchtung von *Oedogonium Boscii*. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXIV, p. 246.

2) Strasburger, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen, 1884, p. 9.

3) Ueber Eier und Samenfäden, Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., 1885, p. LXV und Beiträge zur Kenntniss des Zellkerns und der Sexualzellen, Botan. Zeitung 1887, p. 367, 382.

Sicherheit erwiesen werden. Andererseits lässt sich nicht ohne Wahrscheinlichkeit annehmen, dass eine Rückbildung der Centrosomen oder der Mangel an actionsfähigem Kinoplasma am Eikern dessen selbstständige Theilung hindert. Bei den höher organisirten Gewächsen kommt, wie wir jetzt sicher wissen, Parthenogenesis nicht vor. Wenn es wirklich Kinoplasma ist, auf dessen Einführung in's Ei es bei diesen Gewächsen ankommt, so müsste auch dem Mangel an solchem das Ausbleiben einer parthenogenetischen Entwickelung des Eies zuzuschreiben sein.



Ueber das Verhalten von Bakterien, insbesondere von Knöllchenbakterien in lebenden pflanzlichen Geweben.

Von

O. Zinsser.

Soweit die Erfahrung reicht, sind Bakterien normaler Weise in gesunden und unverletzten Geweben der Pflanzen nicht vorhanden. Von Fernbach[1]) wurde dies zuerst nachgewiesen und später durch eingehende Untersuchungen von Laurent[2]), Fazio[3]) und Russel[4]) bestätigt.

Dem entgegen behauptet Frank[5]), dass in allen oberirdischen Theilen der knöllchentragenden Leguminosen diejenigen Bakterien, welche die Assimilation des freien Stickstoffes vermitteln, als sogenannte Bakteroiden auftreten, und dass bei *Phaseolus vulgaris* auch in den Samen, in Zellen des Embryo, Bakteroiden vorkommen, somit der Keimling schon hereditär inficirt sei.

Nach der allgemein herrschenden Ansicht, der auch Frank[6]) zustimmt, entstehen die Knöllchen der Leguminosen nur durch Einwirkung eines Mikrobes, *Rhizobium leguminosarium* genannt, das in der Pflanze durch Hypertrophie in die als Bakteroiden bezeichnete

1) De l'absence des microbes dans les tissus végétaux par M. A. Fernbach. Annales de l'Inst. Pasteur, 1888, p. 567—570.

2) Sur l'existence de microbes dans les tissus des plantes supérieures par M. E. Laurent. Bull. de l'Ac. roy. de Belg., T. X, p. 38 et T. XIX, 1890, p. 468.

3) Fazio, I microorganismi nei vegetali usati freschi nell' alimentazione. Centralbl. f. Bakteriologie 1890, VII, p. 798.

4) H. Russel, Bacteria in their relation to vegetable tissue. Sep.-Abdruck aus John's Hopkin's Hospital Reports, Vol. III, 1893, p. 223—63. Botan. Centralbl. 1894, Bd. 59, p. 375—378.

5) A. B. Frank, Ueber die Pilzsymbiose der Leguminosen. Landw. Jahrbücher 1890, XIX, p. 593—96.

6) A. B. Frank, Lehrbuch der Botanik, 1892, p. 271.

Form übergeht; folglich tritt nach Frank[1]) Knöllchenbildung auch in sterilisirtem Boden, sowohl in humushaltigem als -armem ein.

Auch Beyerinck[2]) will Bakteroiden ausser in Wurzelhaaren auch in Epidermiszellen von *Lathyrus Aphaca*, in den Zellen der primären Rinde von *Pisum* und *Vicia*, in der ausgewachsenen, an die Endodermis grenzenden, primären Rinde von *Caragana*-Wurzeln und in einzelnen Fällen in den Rhizomen vom weissen Klee gefunden haben, einmal auch im Callus, welcher im Innern der Stengelhöhlung eines Stockes von *Vicia Faba* entstanden war, in Folge der Verwundung und des Einspritzens von Wurzelbacillen mit einer Pravaz'schen Spritze in das junge Stengelgewebe; sonst aber nie in oberirdischen Theilen von Leguminosen; von einer allgemeinen Durchdringung der ganzen Pflanze mit den Wurzelbacillen könne aber nicht die Rede sein[3]).

Gonnermann[4]) hat angeblich sogar in *Raphanus Rhaphanistrum* die in Lupinenknöllchen auftretenden Bacillen gefunden, aber ohne die charakteristische Gabelform.

Ich versuchte nun folgende Punkte experimentell klar zu legen.

Sind Leguminosensamen, besonders Bohnen, mit den Bakterien hereditär indificirt?

Buchner[5]) behauptet, dass in den Samen Bakterien nicht vorhanden sind, Prazmowski[6]) und Laurent[7]) haben bei ihren Untersuchungen über Knöllchenbakterien nie Knöllchen an Leguminosen erhalten, wenn sie die Samen in sterilisirter Erde zur

---

1) A. B. Frank, Ueber die Pilzsymbiose der Leguminosen. Landw. Jahrbücher 1890, XIX, p. 596.

2) M. W. Beyerinck, Die Bakterien der Papilionaceen-Knöllchen. Botan. Zeitung 1888, p. 732, 734, 784.

3) M. W. Beyerinck, Künstliche Infection von *Vicia Faba* mit *Bac. radicicola*. Botan. Zeitung 1890, p. 840.

4) M. Gonnermann, Bakterien in den Wurzelknöllchen der Leguminosen. Landw. Jahrbücher 1894, XXIII, p. 654.

5) Buchner, Notiz, betr. die Frage des Vorkommens von Bakterien im normalen Pflanzengewebe. Botan. Centralbl. 1891, Beiheft, p. 16.

6) A. Prazmowski, Die Wurzelknöllchen der Erbse. Landw. Vers.-Stat., 1890, XXXVII, p. 188 und 1891, XXXVIII, p. 58.

7) Recherches sur les nodosités radicales des Légumineuses par M. Em. Laurent. Ann. de l'Inst. Pasteur, 1891, p. 124.

Entwickelung brachten, und Kochs[1]) konnte in Pflanzen, die er keimfrei gezüchtet hatte, in keinem Theile derselben Bakterien nachweisen.

Ich bemühte mich nun, durch sehr zahlreiche Versuche einen entscheidenden Beweis zu liefern.

Zu diesem Zwecke wurden Samen der verschiedensten Leguminosen mit sterilisirtem Wasser abgewaschen, 15 Minuten in Sublimatlösung (1 : 1000) gethan und nach gründlichstem Abspülen mit sterilisirtem Wasser alsdann in sterilisirte Erde gebracht. Diese befand sich in gewöhnlichen irdenen Töpfen, die auf Glasscheiben standen, unter grossen Glasglocken, deren Oeffnung mit Watte verschlossen war, um einer Luftinfection vorzubeugen. Das Sterilisiren der Erde und Gefässe geschah durch strömenden Dampf je eine Stunde lang während dreier Tage. Begossen wurde mit sterilisirtem Wasser.

In gleicher Weise wurden auch Kulturen in einer Nährlösung, bestehend aus:

Calciumnitrat	1,0,
Chlorkalium	0,25,
Magnesiumsulfat	0,25,
Kaliumphosphat	0,25,
Eisenchlorid	0,005,
Wasser	1000,0,

angesetzt, wobei in der luftzuführenden Röhre die Luft durch Watte streichen musste.

In keinem Falle war bei den entwickelten Pflanzen nach Verlauf von 8—12 Wochen eine Knöllchenbildung an den Wurzeln eingetreten. Einen Nachtheil für die Pflanzen in Folge der Sterilisation der Samen durch Sublimat konnte ich nicht bemerken.

Nach diesem Ergebniss kann man wohl annehmen, dass lebensfähige, inficirende, d. h. Knöllchen erzeugende Bakterien in den Samen der Leguminosen nicht enthalten sind. Prazmowski's Annahme, dass die entgegenstehenden Befunde Frank's auf eine nicht genügende Befreiung der Samen von anhaftenden Bakterien zurückzuführen seien, bestätigt sich hiermit, wie denn auch Frank nach seiner eigenen Angabe[2]) bei seinen Versuchen die Samen nur ab-

1) W. Kochs, Giebt es ein Zellenleben ohne Mikroorganismen? Biol. Centralbl. 1894, XIV, p. 481—91.

2) A. B. Frank, Ueber die Pilzsymbiose der Leguminosen. Landw. Jahrbücher 1890, XIX, p. 566.

gewischt hat. Bei dem Einernten der Samen werden öfters dieselben auf die bakterienhaltige Erde fallen und alsdann durch die anhaftenden Bakterien die Gefässe inficiren; es ist leicht ersichtlich, dass in diesem Falle durch das Verfahren Frank's eine hinreichende Entfernung der Bakterien nicht zu erreichen ist.

Enthalten oberirdische Theile der Leguminosen und die inneren Partien der von Knöllchen freien Wurzeln Bakterien?

Betreffs dieses Nachweises schlug ich verschiedene Wege ein. Zuerst versuchte ich in Schnitten die Bakterien direct unter dem Mikroskop ungefärbt, als auch mit Hilfe verschiedener Färbemethoden zur Ansicht zu bringen. Ich verwandte Carbolfuchsin, alkalisches Methylenblau, Gentianaviolett in Anilinwasser gelöst, ammoniakalisches Fuchsin nach Zimmermann; ferner behandelte ich die Schnitte 15 Minuten lang mit 1,5 % Ammoneisenalaunlösung, wusch kurz ab und liess 5—20 Stunden 0,5 % Hämatoxylinlösung einwirken, differenzirte mit der Ammoneisenalaunlösung und spülte mit Wasser ab. Andere Schnitte legte ich in eine 10proc. Lösung von Grübler's Säurefuchsin in Anilinwasser bis zur Durchfärbung, differenzirte mit einer Lösung von 10,0 Pikrinsäure in 150,0 Alkohol und 300,0 Wasser und wusch mit Alkohol dann ab.

Nie konnte ich Bakterien in den Geweben nachweisen. Doch ist dieser negative Befund wenig sagend, da in Folge der Kleinheit der Objecte und deren angeblich spärlichen Auftretens in den Pflanzentheilen ein Uebersehen sehr leicht möglich ist.

Durch die früheren Experimente ist nachgewiesen, dass an steril gezüchteten Leguminosen keine Knöllchen auftreten, fügte ich der Erde aber Knöllcheninhalt der betreffenden Pflanze bei, so waren schon nach 14 Tagen in den meisten Fällen Knöllchen an den Wurzeln zu beobachten; man muss also annehmen, dass entweder durch den Einfluss des Knöllchenmikrobes allein oder durch Zusammenwirken desselben mit anderen dazu getretenen Bakterien die Leguminose zur Knöllchenbildung befähigt wird. Durch weitere Versuche konnte ich feststellen, dass das Rhizob eine Zeit lang im Gewebe oberirdischer Theile und auch in Wurzeln derselben Pflanze virulent bleibt, denn werden die Pflanzenstücke einige Wochen nach der Einverleibung der Bakterien in sterile Erde gebracht, so er-

weisen sie sich inficirend. Der Versuch wurde so ausgeführt, dass eine Aufschwemmung von Knöllcheninhalt mittelst Capillaren oder einer Pravaz'schen Spritze in wachsende Stengel oder in Wurzeln von Keimlingen der betreffenden Pflanze eingeführt wurde. Nach 4—6 wöchentlicher Entwickelung derselben wurde der bakterienhaltige Gewebetheil aufs sorgfältigste mit sterilisirtem Wasser abgespült, um äusserlich anhaftende Bakterien zu entfernen, in einem sterilisirten Porzellanmörser fein zerrieben und innigst mit sterilisirter Erde gemischt, in die die bakterienfrei gemachten Samen eingepflanzt wurden. Nach dreiwöchentlicher Entwickelung derselben zeigten die Pflanzen fast stets Wurzelknöllchen.

Falls also das Knöllchenbacterium bei den Leguminosen auch in den oberirdischen Theilen und in den nicht knöllchentragenden Wurzeln enthalten wäre, müssten die betreffenden Pflanzenstücke, wenn sie nach oben geschildertem Verfahren in Erde gebracht werden, an denselben Pflanzen, die steril gezüchtet sind, Knöllchen hervorrufen. Trotz sehr zahlreich angestellter Versuche mit

Phaseolus vulgaris	*Pisum sativum*
„ *multiflorus*	*Ervum Lens* und
Vicia sativa	*Lupinus albus*
„ *Faba*	

konnte ich aber nie eine Knöllchenbildung beobachten, sowohl wenn ich mit oberirdischen Theilen, Stengeln, Blättern und Blattstielen, als auch wenn ich mit Wurzeln, nachdem ich deren äusserste Schichten mittelst sterilisirter Instrumente entfernt hatte, das Experiment ausführte.

Man darf wohl annehmen, dass durch die erwähnte Methode der Ueberführung der Bakterien in Erde die normalen Naturverhältnisse jener hergestellt werden, so dass, falls die Bakterien in den pflanzlichen Geweben sich in Zuständen befinden, die für sich nicht inficirend wären, sie doch in Folge des Durchgangs durch Erde zu den normalen Eigenschaften zurückgeführt würden.

Zu der Annahme aber, es möchten sich in den Pflanzen Derivate der Bakterien (Bakteroiden) befinden, die in keiner Weise zu normalen Bakterien zurückzuführen seien, bieten uns die realen Kenntnisse keine Stütze. Die Thatsache, dass Leguminosenbakterien in pflanzlichen Geweben schliesslich absterben, spricht ebenfalls dagegen.

Somit dürfte erwiesen sein, dass in den oberirdischen Theilen der genannten Leguminosen, sowie in den knöllchenfreien Wurzelstücken derselben Knöllchenbakterien nicht enthalten sind.

Es ist mir gelungen (siehe ferner) aus den Wurzelknöllchen von *Phaseolus multiflorus*, *Pisum sativum*, *Lupinus albus* und *Vicia Faba* je ein Bacterium rein zu züchten, das sich für die betreffende Pflanze als inficirend erwies; durch weitere zahlreiche Versuche konnte ich auch bestätigen, dass das Rhizob selbst nach längerem Verweilen in den oberirdischen Theilen der betreffenden Pflanze seine Infectionsfähigkeit nicht verliert. Zur Vervollständigung der früheren Versuche bemühte ich mich nun, dieses Knöllchenrhizob oder eventuell ein anderes inficirendes Bacterium aus den oberirdischen Theilen genannter Leguminosen zu kultiviren.

Zu diesem Zwecke spülte ich die betreffenden Gewebestücke sehr lange und sorgfältig mit sterilisirtem Wasser ab, zerschnitt sie in einem Raume, den ich durch Einleiten von Wasserdampf möglichst bakterienfrei gemacht hatte, mit einer ausgeglühten Scheere in kleine Stücke und brachte diese unter Berücksichtigung aller Cautelen in kleine Erlenmeyer'sche Kolben, welche eine Nährlösung enthielten.

Als solche benutzte ich:

1. sterilisirtes Leitungswasser,
2. eine Lösung von

Pepton	3,0
Zucker	0,5
Fleischextract	0,5
Wasser	100,0,

3. Decoct von der betreffenden Pflanze mit Erdeauszug gemischt,
4.

Pflanzendecoct	100,0
Asparagin	0,25
Zucker	0,5.

Die Lösungen und das Abspülwasser wurden bakterienfrei gemacht, indem sie durch ein Bakterienfilter nach Kitasato oder zweckmässiger durch eine verjüngte starkwandige Glasröhre, in die feuchter Asbest fest eingestopft war, mittelst Luftpumpe gesaugt und dann binnen mehrerer Tage nochmals je 1/2 Stunde im Koch'schen Topfe sterilisirt wurden.

Einen anderen Theil der Kölbchen machte ich behufs anaërober Züchtung möglichst sauerstofffrei, indem ich sie auf 30—35 °C. erwärmte und dann neben einer Lösung von alkalischem Pyrogallol unter einer Glasglocke mittelst einer Wasserluftpumpe aussaugte.

Nur in wenigen Kölbchen waren Bakterien nachzuweisen; ich versuchte mit diesen an Keimlingen, die steril gezüchtet worden waren, Knöllchen zu erzeugen, jedoch ohne Erfolg, so dass ich annehmen durfte, dass diese Bakterien durch Luftinfection in die Kölbchen gelangt waren oder immerhin den Pflanzen noch äusserlich angehaftet hatten.

Die angeführten Versuche wiederholte ich nun an knöllchenfreien Wurzeln, deren äussere Schichten mit sterilen Instrumenten entfernt worden waren. Das Resultat war dasselbe wie das obige.

Die frühere Behauptung, dass die oberirdischen Theile und die knöllchenfreien Wurzelpartien oben genannter Leguminosen frei von Bakterien sind, hat durch diese Versuche eine wesentliche Bestätigung erfahren.

Vermögen die Bakterien aus den Knöllchen weiter in andere Theile der Leguminosen zu wandern?

Nach Frank[1]) enthalten in sterilisirtem Boden gewachsene Pflanzen von Erbsen und Lupinen in den oberirdischen Organen keine Bakteroiden. Dieser Befund zwingt zur Annahme, dass jegliches Auftreten von Bakterioden an den inficirten Zustand der Leguminosen gebunden ist, und eine Wanderung der Bacillen erst von den Knöllchen ausgeht.

Ich züchtete nun Keimlinge oben genannter Leguminosen und auch von *Phaseolus vulgaris* und *multiflorus* und *Vicia Faba* in sterilisirten Sägespähnen aus keimfrei gemachten Samen; sobald als die Wurzel etwas entwickelt war, führte ich deren untere Hälfte durch ein dünnes Loch eines sterilisirten Glastopfes, dem eine durchlochte Papierscheibe untergelegt war, in einen Topf mit gewöhnlicher Erde, der zerriebene Wurzelknöllchen beigemischt waren.

Den Boden des Glastopfes goss ich mit Gypsbrei aus, der aus sterilisirtem Gyps und Wasser hergestellt war, und füllte nach Er-

1) A. B. Frank, Ueber die Pilzsymbiose der Leguminosen. Landw. Jahrbücher 1890, XIX, p. 595.

härten desselben das obere Gefäss mit sterilisirter Erde, so dass die Knöllchenbakterien nur durch die Wurzel in das obere Gefäss gelangen konnten. Das Ganze wurde in einen geräumigen Glaskasten gestellt, um der Luftinfection vorzubeugen, und das obere Gefäss nur mit sterilisirtem Wasser begossen. Nach Entwickelung der Pflanzen zeigten die unteren Partien Knöllchen, aber nie traten diese an der Wurzel und an den entstandenen Nebenwurzeln in der sterilisirten Erde auf; auch konnten in denselben sowie in den oberirdischen Theilen der entwickelten Pflanzen Bakterien nach den früher angegebenen Methoden nie nachgewiesen werden.

Besonders aber konnte ich nach dem Zerreiben dieser Pflanzenstücke und Mischen mit sterilisirter Erde an steril gezüchteten Pflanzen keine Infection erzielen. Eine Wanderung des *Rhizobiums* auf weitere Strecken aus den Knöllchen nach den höher gelegenen Pflanzentheilen war also ausgeblieben. Um zu entscheiden, ob eine Wanderung in entgegengesetzter Richtung stattfinde, führte ich den Versuch so aus, dass das obere Gefäss die inficirte und das untere die sterilisirte Erde enthielt. In ersterer waren Knöllchen aufgetreten, in letzterer nie; ebenso ergab die bakteriologische Prüfung der unteren Wurzelpartien ein negatives Resultat, und konnte mit denselben an steril gezüchteten Pflanzen nach der früher angegebenen Methode eine Infection nicht erreicht werden.

Mithin konnte eine Wanderung der Bakterien von den Knöllchen nach erheblich tiefer liegenden Wurzeltheilen nicht eingetreten sein. Es erscheint, als ob die Knöllchenbakterien nach erfolgter Infection die Wanderfähigkeit im pflanzlichen Gewebe verlieren, oder auch, dass ihnen dieselbe nur unter bestimmten Verhältnissen in gewissen Geweben überhaupt möglich ist.

Besitzen die künstlich in das Gewebe der betreffenden Leguminosen eingeführten Knöllchenbakterien die Fähigkeit, längere Zeit lebend zu bleiben?

Zur directen Einführung der Bakterien in gesundes Gewebe von Leguminosen verwandte ich in Wasser zerriebene Knöllchen derselben Pflanze, bei *Phaseolus multiflorus* auch in destillirtem Wasser vertheilte Reinkultur des *Rhizobium leguminosarum* spec. *Phaseolus multiflorus*. Die Flüssigkeit spritzte ich mittelst Pravaz'scher Spritze sowohl in keimende Samen als auch in Blätter, Stengel,

Blattstiele und junge Wurzeln der betreffenden steril gezüchteten Pflanzen. Ein merklicher Nachtheil für dieselben zeigte sich bei diesem Verfahren nicht, so dass ich es ausschliesslich in Anwendung brachte. Das Einbringen von Bakterien mittelst Nadel oder Kapillare bot mir keine Garantie, dass eine hinreichende Menge virulenter Bacillen injicirt war; beim Ausstreichen mit Bakterien in Schnitte in das Gewebe glaubte ich der Wundreaction der Pflanzen zu sehr Rechnung tragen zu müssen.

Betreffs des Nachweises der Bakterien brachte ich die Gewebestücke nach sorgfältigem Abspülen mit sterilisirtem Wasser, Alkohol, Aether und Abbrennen des letzteren, nachdem sie mit einer ausgeglühten Scheere in einem durch Wasserdampf möglichst von Bakterien befreiten Raum zerschnitten waren, in sterilisirtes Decoct der betreffenden Pflanze, dem ich etwas Erdeauszug zugesetzt hatte. Waren nach fünf Tagen in der Flüssigkeit Bakterien zu bemerken, so wurden mit ihr zur Controle behufs Knöllchenerzeugung Infectionsversuche an steril gezüchteten Pflanzen angestellt.

Die jungen Wurzeln von Keimlingen wurden nach ihrer Infection sorgfältigst mit sterilisirtem Wasser abgespült und in sterilisirte Erde gebracht. Nach Entwickelung der Pflanze wurden sie fein zerrieben und mit sterilisirter Erde gemischt, in der die von anhaftenden Keimen befreiten Samen zur Entwickelung gebracht wurden, um eine eventuelle Infection d. h. Knöllchenbildung beobachten zu können.

Es ergaben sich folgende Resultate:

Pflanze und Stelle der Infection, bezüglich Entfernung von derselben	Eingespritzt wurde	Dauer des Versuchs in Tagen	Bakterien wurden nachgewiesen + = ja, — = nein
Phaseolus multiflorus:			
Junger Stengel	in Wasser aufgeschwemmte Knöllchen	30	4 + 1 —
do.	„	56	3 + 2 —
do.	„	77	—
do, 2,5 cm entfernt . .	„	30	—
do., 2,5 cm „ . .	„	56	—
Aelterer Stengel	„	30	+
do.	„	56	4 + 1 —
do.	„	77	—

Pflanze und Stelle der Infection, bezüglich Entfernung von derselben	Eingespritzt wurde	Dauer des Versuchs in Tagen	Bakterien wurden nachgewiesen + = ja, — = nein
Aelterer Stengel, 2,5 cm entfernt	in Wasser aufgeschwemmte Knöllchen	30	—
do. 2,5 cm „	„	56	—
Blattstiel	„	30	3 + 2 —
do.	„	56	2 + 3 —
do.	„	77	—
do., 3 cm entfernt . . .	„	30	—
Blatt	„	20	+
do.	„	77	—
Junge Wurzel	„	47	+
do.	„	72	+
do.	„	108	—
Junger Stengel	in Wasser vertheilte Reinkultur	14	4 + 1 —
do.	„	40	3 + 2 —
do.	„	65	—
do., 2,5 cm entfernt . .	„	14	—
do., 2,5 cm „ . .	„	40	—
Aelterer Stengel	„	14	4 + 1 —
do.	„	40	4 + 1 —
do.	„	65	—
do., 2,5 cm entfernt . .	„	14	—
do., 2,5 cm entfernt . .	„	40	—

[redacted]

Pflanze und Stelle der Infection, bezüglich Entfernung von derselben	Eingespritzt wurde	Dauer des Versuchs in Tagen	Bakterien wurden nachgewiesen + = ja — = nein
Junger Stengel, 2,5 cm entfernt	in Wasser aufgeschwemmte Knöllchen	30	—
do., 2,5 cm „	„	56	—
Aelterer Stengel	„	30	4 + 1 —
do.	„	56	4 — 1 +
do.	„	77	—
do., 2,5 cm entfernt . .	„	30	—
do., 2,5 cm „ . .	„	56	—
Blattstiel	„	30	3 + 2 —
do.	„	56	2 + 3 —
do.	„	77	—
do., 3 cm entfernt	„	30	—
Blatt	„	20	+
do.	„	40	+
do.	„	77	—
Junge Wurzel	„	47	+
do.	„	72	+
do.	„	108	—
Vicia Faba:			
Junger Stengel	„	25	4 + 1 —
do.	„	48	2 + 3 —
do.	„	70	—
do., 2,5 cm entfernt . .	„	25	—
do., 2,5 cm „ . .	„	48	—
Aelterer Stengel	„	25	+
do.	„	48	3 + 2 —
do.	„	70	—
do., 2,5 cm entfernt . .	„	25	—
do., 2,5 cm „ . .	„	48	—
Junge Wurzel	„	47	+
do.	„	72	+
do.	„	108	—
Lupinus albus:			
Junger Stengel	„	32	2 + 2 —

Pflanze und Stelle der Infection, bezüglich Entfernung von derselben	Eingespritzt wurde	Dauer des Versuchs in Tagen	Bakterien wurden nachgewiesen + = ja − = nein
Junger Stengel	in Wasser aufgeschwemmte Knöllchen	72	−
do., 2,5 cm entfernt . .	„	32	−
do., 2,5 cm „ . .	„	72	−
Aelterer Stengel	„	32	3 + 1 −
do.	„	72	−
do., 2,5 cm entfernt . .	„	32	−
do., 2,5 cm „ . .	„	72	−
Junge Wurzel	„	47	+
do.	„	72	−
do.	„	108	−
Pisum sativum:			
Junger Stengel	„	40	1 + 3 −
do.	„	80	−
do., 2,5 cm entfernt . .	„	40	−
do., 2,5 cm „ . . .	„	80	−
Aelterer Stengel	„	40	2 + 2 −
do.	„	80	−
do., 2,5 cm entfernt . .	„	40	−
do., 2,5 cm „ . .	„	80	−
Junge Wurzel	„	47	+
do.	„	72	−
do.	„	108	−

[redacted]

Bakterien wieder nachweisen, wobei ich besonders nach Zerreiben der Pflanzentheile und Mischen mit sterilisirter Erde das Hervorrufen einer Infection an steril gezüchteten Pflanzen beobachtete.

Bei sämmtlichen geschilderten Versuchen hatte ich behufs Nachweises einer eventuellen baktericiden Mitwirkung des Lichtes einen Theil der Pflanzen an den Impfstellen mit schwarzem Papier umwickelt; einen Unterschied in der Resistenz der Bakterien konnte ich aber nicht bemerken.

Nach Allem ist man wohl berechtigt zu behaupten, dass die Knöllchenbakterien sich im Gewebe der Leguminosen, selbst der inficirbaren Art, falls nicht die zur Knöllchenbildung erforderlichen Einrichtungen und Bedingungen vorhanden sind, nicht dauernd lebend erhalten können.

Ob das Knöllchenrhizob schliesslich zu Grunde geht, entsprechend der Thatsache, dass für Bakterien überhaupt bei fehlenden Entwickelungsbedingungen ihre Existenzfähigkeit erlischt, oder ob den Pflanzen dabei eine Activität zukommt, ist für ältere Pflanzentheile nicht mit Sicherheit festzustellen.

Für jüngere Gewebe ist nach den vorliegenden Befunden wohl ein ungünstiger Einfluss der Pflanze auf die Bakterien anzunehmen.

Auch zwischen der Dauer der Erhaltung der Knöllchenbakterien in Stengeln und Wurzeln ist ein Unterschied zu beobachten, vielleicht ist, da das Licht nach obigen Untersuchungen nicht nachtheilig einwirkt, die assimilatorische Thätigkeit jener als hindernder Factor für das Fortleben der Bakterien anzusehen.

Ferner zeigt sich nach vorstehenden Tabellen, dass auch den künstlich eingeführten Knöllchenbakterien eine Wanderfähigkeit für grössere Strecken im Gewebe der Leguminosen abgesprochen werden muss.

Wie verhalten sich Knöllchenbakterien, wenn sie anderen lebenden Pflanzen einverleibt werden?

Von verschiedenen Forschern, z. B. Nobbe[1]) und Gonnermann[2]) ist die Thatsache festgestellt, dass das Vorkommen des

1) F. Nobbe, E. Schmid, L. Hiltner und E. Hotler, Ueber die Verbreitungsfähigkeit der Leguminosenbakterien im Boden. Landw. Vers.-Stat., 1892, XLI, p. 138. — F. Nobbe und L. Hiltner, Vermögen auch Nichtleguminosen freien Stickstoff aufzunehmen? Landw. Vers.-Stat., 1895, XLV, p. 155.

2) M. Gonnermann, Bakterien in den Wurzelknöllchen der Leguminosen. Landw. Jahrbücher 1894, XXIII, p. 654.

Knöllchenmikrobes nicht auf die Leguminosen beschränkt ist; es war mithin von Belang, zu erforschen, inwieweit es in Gewebetheilen verschiedener Pflanzen sich zu erhalten vermag und ob durch dasselbe darin irgend welche wesentliche Veränderungen hervorgerufen werden. Zu diesem Zwecke spritzte ich mit einer Pravaz'schen Spritze Knöllchenaufschwemmung von *Phaseolus multiflorus, Vicia Faba* und *Lupinus albus* in *Raphanistrum, Richardia Africana, Crassula lactea, Saxifraga sarmentosa, Bryophyllum calycinum, Aspedistra elatior, Hippeastrum solandriflorum, Monstera deliciosa, Cestrum viride, Indigofera, Musa* spec. *Kamerun, Coleus, Cyclamen Europaeum, Anthurium Hookeri, Echeveria scapiphylla, Melanoselinum decipiens, Impatiens Sultani, Begonia scandens, Eranthemum reticulatum, Aloë ligulata, Zephyrantus candida, Tradescantia, Sponia micrantha, Sempervivum arboreum, Phoenix tenuissisna, Cistus monspeliensis, Cyrtanthus acaulis, Coleonema album, Pelargonium, Arbutilon, Asplenium obliquum, Sempervivum Canariense, Plectranthus fruticosus, Senecio cineraria, Ageratum Mexicanum, Rosmarinus officinalis, Solanum jasminoides, Buxus balearica, Picea omorica, Sempervivum caespitosum, Mesembryanthemum linguaeforme* und *Barbacenia elegans.*

Nach acht Wochen konnte ich in keinem Falle, weder an den Injectionsstellen, noch in Entfernung von 2 cm davon Knöllchenbakterien wieder nachweisen, eine Knöllchenbildung in Folge der Wurzelinfection war bei den genannten Pflanzen ebenfalls nie eingetreten, obgleich der Erde reichlich eine Aufschwemmung von Knöllchenbakterien zugesetzt worden war.

Ferner wurden in Callus, der an abgeschnittenen Aesten von Robinie, Pappel und Weide sich entwickelt hatte, Reinkultur von *Phaseolus multiflorus* und Knöllchenaufschwemmung desselben, sowie von *Phaseolus vulgaris, Vicia Faba, Lupinus albus* und *Pisum sativum* injicirt; nach 40 Tagen konnten in keinem Falle lebende Bakterien wieder nachgewiesen werden. Es dürfte hiermit erwiesen sein, dass die Knöllchenbakterien, wenn sie nicht Knöllchen hervorzurufen vermögen, d. h. ohne die mit der Bildung derselben verbundenen besonderen Einrichtungen und Bedingungen, im pflanzlichen Gewebe überhaupt nicht für längere Zeit sich lebensfähig erhalten können; ferner scheint die Knöllchenbildung durch das Rhizob nur auf gewisse Pflanzen, meistens Leguminosen, beschränkt zu sein.

Das Verhalten verschiedener Bakterien, wenn sie in gesundes pflanzliches Gewebe eingeführt werden.

Sehr wesentlich musste nun im Anschluss an die bisherigen Untersuchungen ein Vergleich des Verhaltens von verschiedenen Bakterien im Gewebe der Leguminosen als auch in dem anderer Pflanzen sein.

Zu diesem Zwecke führte ich mittels einer sterilisirten Pravaz'-schen Spritze in Wasser vertheilte Reinkulturen der unten aufgeführten Bakterien in die verschiedensten Pflanzen (s. Tabelle) ein. Dies Verfahren gab mir die Gewissheit, dass erstens eine hinreichende Menge von Bakterien dem Pflanzenkörper einverleibt wurde, zweitens auch, dass diese nicht nur in verletzte Zellen, sondern durch den Druck der Spritze auch auf eine grössere Strecke in die Intercellularen gelangten.

Den späteren Nachweis von lebenden Bakterien in den Geweben führte ich so aus, dass ich in einem durch Wasserdampf möglichst keimfrei gemachten Raume die betreffenden Pflanzenstücke zur Entfernung anhaftender Bakterien aufs sorgfältigste mit sterilisirtem Wasser abspülte, oft auch, wenn es erforderlich schien, kurz in Alkohol und darauf in Aether tauchte und dann denselben durch Abbrennen beseitigte; darauf zerschnitt ich die betreffenden Pflanzentheile mit sterilen Scheeren oder Messern in kleine Stücke und brachte diese unter Beobachtung aller Vorsichtsmassregeln in kleine Kölbchen, welche die Nährlösung enthielten. Als solche verwandte ich für *Spirillum undula* eine 1 proc. Fleischextractlösung, für *Clostridium Pasteurianum* Winogradsky in anaërober Züchtung eine Lösung von

phosphorsaurem Kali . .	0,1
schwefelsaurer Magnesium	0,1
Zucker	6,0
Wasser	100,0,

für die übrigen Bakterien eine Lösung von

Pepton	3,0
Zucker	0,5
Fleischextract	0,5
Wasser	100,0.

War nach Verlauf von 5—8 Tagen eine Entwickelung in den Kölbchen zu bemerken, so untersuchte ich mit dem Mikroskop unter Anwendung geeigneter Färbemethoden, ob die betreffende Bakterienart vorhanden war. In zweifelhaften Fällen führte ich den Nachweis durch Plattenreinkultur. Bisweilen war durch Luftinfection oder durch nicht genügendes Entfernen der den Gewebestücken äusserlich anhaftenden Bakterien eine andere Bakterienart zur Entwickelung gelangt; in diesem Falle wurde der gesammte Versuch wiederholt, da anzunehmen war, dass durch Entwickelung der hinzugetretenen Bakterienart die der ehemals eingespritzten leicht unterdrückt sein konnte.

Das *Clostridium Pasteurianum* Winogradsky wurde mir von Herrn Professor Winogradsky in Petersburg gütigst überlassen, wofür ich ihm an dieser Stelle meinen besten Dank ausspreche.

Es ist ein streng anaërobes Erdbacterium, welches freien Stickstoff zu assimiliren vermag. Gemeiniglich ist es von zwei anderen Erdbakterien begleitet und in den Kulturen nur durch längere anaërobe Züchtung auf Mohrrüben von denselben zu trennen. In der Annahme, dass das *Clostridium Pasteurianum* Winogradsky wie manche andere Anaëroben in der Natur nur durch Zusammenleben mit anderen Lebewesen seine Entwickelungsbedingungen findet, verwandte ich zu meinen Versuchen ausser der Reinkultur auch eine Mischung derselben mit Erdeauszug, nachdem mir ein Controlversuch gezeigt hatte, dass die darin enthaltenen Erdbakterien unter diesen Verhältnissen eine Entwickelung des *Clostridium Pasteurianum* Winogradsky nicht hinderten.

Die Resultate meiner Untersuchung waren folgende:

Pflanze und Stelle der Injection	Eingespritzt wurde	Dauer des Versuchs in Tagen	Bakterien wurden nachgewiesen + = ja — = nein
Phaseolus multiflorus:			
Stengel	*Bacillus subtilis*	38	+
„	„ „	62	+
„	„ „	98	—
„	„ *prodigiosus*	40	+
„	„ „	62	+
„	„ *Megaterium*	25	+
„	„ „	96	—
„	*Clostridium Pasteurianum* Winogradsky	30	—

Pflanze und Stelle der Injection	Eingespritzt wurde	Dauer des Versuchs in Tagen	Bakterien wurden nachgewiesen + = ja — = nein
Stengel	*Clostridium Pasteurianum* Winogradsky mit Erdbakterien gemischt	30	—
„	*Sarcina lutea*	25	—
„	*Spirillum rubrum*	26	—
„	„ *undula*	24	—
„	*Bacillus anthracis*	27	—
„	rother Mundbacillus	26	—
„	*Bacillus fluorescens*	40	—
Blatt	„ *subtilis*	38	+
„	„ *prodigiosus*	40	+
Junge Wurzel	„ *subtilis*	14	+
„ „	„ „	62	—
„ „	*Clostridium Pasteurianum* Winogradsky	30	—
„ „	*Clostridium Pasteurianum* Winogradsky mit Erdbakterien gemischt	30	—
Phaseolus vulgaris:			
Stengel	*Bacillus subtilis*	14	+
„	„ „	96	—
„	„ *prodigiosus*	14	+
„	„ „	96	+
„	„ *Megaterium*	14	+
„	„ „	96	—
„	*Clostridium Pasteurianum* Winogradsky	30	—
„	*Clostridium Pasteurianum* Winogradsky mit Erdbakterien gemischt	30	—
„	*Sarcina lutea*	25	—
„	*Spirillum rubrum*	26	—
„	*Bacillus anthracis*	14	+
„	„ „	34	—
„	*Spirillum undula*	24	—
„	rother Mundbacillus	26	—
„	*Bacillus fluorescens*	40	—
Vicia Faba: *Lupinus albus:* *Pisum sativum:*	wie *Phaseolus vulgaris*		
Coronilla glauca:	*Bacillus subtilis*		
Stengel	„ „	48	+
„	„ „	98	—
Richardia Africana:			
Stengel	„ „	40	+

Pflanze und Stelle der Injection	Eingespritzt wurde	Dauer des Versuchs in Tagen	Bakterien wurden nachgewiesen + = ja — = nein
Stengel	*Bacillus subtilis*	98	—
"	" *prodigiosus*	34	+
"	" *Megaterium*	20	+
Crassula lactea:	" *subtilis*	40	—
Blatt	" *prodigiosus*	50	+
"	" *Megaterium*	20	—
Saxifraga sarmentosa:			
Blattstiel	" *subtilis*	40	+
"	" *prodigiosus*	24	+
"	" *Megaterium*	20	+
Bryophyllum calycinum:			
Stengel	" *subtilis*	40	+
"	" *prodigiosus*	24	+
"	" *Megaterium*	20	—
"	" *subtilis*	98	—
Hippeastrum solandriflorum:			
Blatt	" *Megaterium*	20	+
"	" "	96	—
Monostera deliciosa:			
Blattstiel	" *subtilis*	47	—
"	" *prodigiosus*	50	—
"	" *Megaterium*	49	—
Cestrum viride			

[redacted]

Pflanze und Stelle der Injection	Eingespritzt wurde	Dauer des Versuchs in Tagen	Bakterien wurden nachgewiesen + = ja — = nein
Echeveria scapiphylla:			
Blatt	*Bacillus subtilis*	47	—
„	„ *Megaterium*	49	—
„	„ *prodigiorus*	50	+
Melanoselium decipiens:			
Stengel	„ *subtilis*	47	—
Impatiens Sultani:			
Stengel	„ *Megaterium*	27	—
Coleus:			
Stengel	„ *subtilis*	47	—
„	„ *prodigiorus*	31	+
Begonia scandens:			
Stengel	„ *Megaterium*	53	—
Eranthemum reticulatum:			
Stengel	„ *subtilis*	47	+
Aloë ligulata:			
Blatt	„ *subtilis*	47	+
Zephyrantus candida:			
Blatt	„ *subtilis*	47	+
Tradescantia:			
Stengel	„ *subtilis*	47	—
Sponia micrantha:			
Stengel	„ *subtilis*	47	+
„	„ *prodigiorus*	31	+
Sempervivum arboreum:			
Stengel	„ *subtilis*	47	+
„	„ *prodigiorus*	31	+
Phoenix tenuissima:			
Blattstiel	„ *subtilis*	48	+
Cistus monspeliensis:			
Stengel	„ *subtilis*	48	+

Pflanze und Stelle der Infection	Eingespritzt wurde	Dauer des Versuchs in Tagen	Bakterien wurden nachgewiesen + = ja — = nein
Cyrtanthus acaulis:			
Blatt	*Bacillus Megaterium*	31	+
Coleonema album:			
Stengel	„ *subtilis*	48	+
Pelargonium:			
Stengel	„ *Megaterium*	31	+
Arbutilon:			
Stengel	„ *Megaterium*	31	—
„	„ *anthracis*	28	+
„	„ *subtilis*	48	+
Sempervivum Canariense:			
Blatt	„ *subtilis*	48	—
„	„ *anthracis*	28	—
„	„ *Megaterium*	31	—
„	„ *prodigiosus*	50	—
Plectranthus fruticosus:			
Stengel	„ *subtilis*	48	+
„	„ „	98	—
Peustemon:			
Stengel	„ *subtilis*	48	+
„	„ „	98	—

[redacted]

Pflanze und Stelle der Infection	Eingespritzt wurde	Dauer des Versuchs in Tagen	Bakterien wurden nachgewiesen + = ja — = nein
Solanum jasminoides:			
Stengel	*Bacillus subtilis*	48	+
"	" "	98	—
Buxus balearica:			
Stengel	" *subtilis*	48	+
Blatt	" "	98	—
Picea omorika:			
Stengel	" *subtilis*	48	+
"	" "	98	—
Sempervivum caespitosum:			
Stengel	" *Megaterium*	31	+
"	" "	96	—
Mesembryanthemum linguaeforme:			
Stengel	" *Megaterium*	31	+
"	" *subtilis*	48	+
"	" "	98	—
Barbacenia elegans:			
Blatt	" *anthracis*	28	+
"	" "	78	—
Oxalis Ortgiesi:			
Stengel	" *subtilis*	51	—
Aspedistra elatior:			
Stengel	" *subtilis*	40	—
"	" *prodigiosus*	24	+
"	" "	97	—
"	" *Megaterium*	20	—
Hippeastrum solandriflorum:			
Blatt	" *subtilis*	40	—
"	" *prodigiosus*	24	+
"	" "	97	—

Ferner ergab sich, dass *Spirillum rubrum*, *Sp. undula*, *Sarcina lutea*, *Bacillus fluorescens*, der rothe Mundbacillus und das *Clostridium Pasteurianum* Winogradsky (auch wenn es mit Erdeauszug eingespritzt worden

war) nach einem Aufenthalt von 30 Tagen im pflanzlichen Gewebe nicht wieder nachgewiesen werden konnten, ebenso sämmtliche Bakterien nicht, die in Callus eingespritzt waren, der an abgeschnittenen Aesten von *Robinia*, Pappel und Weide sich gebildet hatte.

Aus diesen Versuchen dürfte sich ergeben, dass gleich dem Knöllchenrhizob auch die obigen Bakterien, wenn sie künstlich dem Pflanzenkörper einverleibt werden, ihre Wachsthumsfähigkeit nach kürzerer oder längerer Zeit verlieren und folglich schliesslich absterben, wobei die Lebensdauer je nach Art der Bakterien und Pflanzen verschieden ist. Bisweilen scheinen nach dem mikroskopischen Bilde die injicirten Bakterien vorübergehend zur Vermehrung zu kommen, sie vermögen auch in das benachbarte Gewebe einzudringen, jedoch ist diese Wanderfähigkeit nicht gross, denn nur wenige Centimeter von den Infectionsstellen entfernt konnte ich Bakterien später nicht nachweisen.

Um zu erkennen, in welchem Theile des pflanzlichen Gewebes die Bakterien verbreitet waren, versuchte ich dieselben sowohl in ungefärbten Schnitten als auch mit Hilfe der früher angegebenen Färbemethoden mikroskopisch nachzuweisen; ich fand die Bakterien nie in unverletzten lebenden Zellen, sondern nur in den Intercellularen. Von einer intracellularen Verbreitung, wie sie Russel[1]), der im Anschluss an seine Forschungen über phytopathogene Bakterien auch andere mittelst Capillaren in das subepidermale Gewebe einiger Pflanzen eingeführt hatte, durch die Bildung eines „cytohydrolytischen" Fermentes annimmt, konnte ich bei den von mir verwendeten Bakterien keinen Beweis bringen.

Wohl dürften Bakterien im Allgemeinen analog den Pilzhyphen die Fähigkeit zum Einwandern in die Zellen haben, wie auch Lominsky[2]) bewiesen hat, dass für manche nicht phytopathogene Bakterien die Zellenmembran kein unüberwindliches Hinderniss ist. In Wirklichkeit werden jedoch Bakterien nur selten in Zellen pflanzlicher Gewebe eindringen, dann aber meist darin nicht ihre Entwickelungsbedingungen finden und nach einiger Zeit absterben. Wahrscheinlich führt vielfach die Pflanze dabei auch eine Reaction gegen die Bakterien aus, vielleicht Abscheidung baktericider Stoffe.

1) H. L. Russel, Bacteria in their relation to vegetable tissue. Sep.-Abdruck aus John's Hopkin's Hospital Reports, Vol. III, 1893, p. 223—263. Botan. Centralbl. 1894, Bd. 59, p. 375—378.

2) O parositismie nickotorych boliesnetwornych mikrobow no schiwuschtschich rasstieniach. Centralbl. f. Bakt. 1890, XIII, p. 325.

Der saure Zellsaft vieler Pflanzen übt gewiss ebenfalls bei der Entwickelung der Bakterien einen hemmenden Einfluss aus, aber durch ersteren ist nicht immer das Absterben derselben bedingt, da z. B. Charrin[1]), der Blätter von *Pachophyton bracteosum* mit *Bacillus pyocyaneus* injicirt hatte, nachwies, dass der Säuregehalt der Blätter mit der Entwickelung der Bakterien proportional schwand, aber dieselben dennoch nach einigen Tagen abstarben.

Bisweilen hatte ich bei den Injectionsversuchen reichlich Sporen enthaltendes Material verwandt, ohne dass sich ein Unterschied in der Lebensdauer der Bakterien zeigte; mithin hatten entweder die Sporen unter den obwaltenden Verhältnissen ihre Keimfähigkeit verloren, oder sie sind, da die Bedingungen für die weitere Entwickelung nicht vorhanden waren, zu Grunde gegangen, ebenso wie nach von mir angestellten Versuchen selbst die resistentesten Sporen, z. B. von *Bacillus subtilis, B. prodigiosus, B. Megaterium, B. anthracis* in destillirtem Wasser, weil sie darin nicht ihre Wachsthumsbedingungen finden, innerhalb 86 Tagen absterben.

Unsere Kenntniss von einem Leben der Bakterien in gesundem Protoplasma der Pflanzen beschränkt sich zur Zeit auf den als Symbiose bekannten Fall in den Wurzelknöllchen der Leguminosen und einiger wenigen anderen Pflanzen. Es liegen hier sowohl für das Einwandern als auch für die Erhaltung der Bakterien im Allgemeinen günstige Verhältnisse vor, so dass ausser dem Knöllchenrhizob noch mehrere andere Bakterien (s. ferner) ihre Entwickelungsbedingungen in den Wurzelknöllchen finden.

Ein erheblicher Unterschied gegen künstlich eingeführte Bakterien zwischen Leguminosen und anderen Pflanzen ist bei obigen Versuchen nicht zu Tage getreten.

Art und Wesen des zu den früheren Versuchen benutzten reingezüchteten Knöllchenrhizobiums.

Es lag dem Rahmen dieser Arbeit fern, eingehendere Untersuchungen über die Biologie des Knöllchenrhizobes anzustellen; für die Erledigung der gestellten Fragen blieb es auch bei den von mir angewandten Methoden belanglos, ob den Bakteroiden bei der

1) Jahresbericht über die Fortschritte in der Lehre von den Gährungsorganismen, 1893, p. 104.

Infection eine selbstständige Rolle zukommt, wie Laurent[1]) behauptet, oder ob sie nach Frank[2]) und anderen Forschern als Umwandlungsformen von den Knöllchenbakterien anzusehen sind. Doch zur Ergänzung der früher angeführten Untersuchungen schien es geboten, ein inficirendes Bacterium aus Leguminosenknöllchen rein zu züchten und Controlversuche damit anzustellen.

Trotz sehr zahlreicher Versuche gelang es mir nicht, auf Gelatine und Agar, die ich nach Beyerinck's[3]) und Gonnermann's[4]) Vorschrift darstellte, ein Leguminosen inficirendes Bacterium in Reinkultur zu erhalten, obgleich ich aus Knöllchen, die ich sowohl durch Sublimat als auch durch Eintauchen in Alkohol und Abbrennen desselben von äusserlich anhaftenden Bakterien befreit hatte, eine grössere Anzahl von Bakterien rein züchten konnte, die ich als Mit- oder Nachwanderer des inficirenden Knöllchenrhizobs ansprechen musste. Auch Beyerinck[5]) hatte unter Anderen in den Knollen verschiedene nicht inficirende Bakterien gefunden, die nach seiner Angabe sonst in keiner Weise von dem *Bacterium radicicola* zu unterscheiden sind, ausser dass sie nicht inficiren; ich sah daher von einem Versuche ab, die Bakterien in Nährlösung rein zu züchten. Nach mehreren Fehlversuchen mit verschiedenster Nährgelatine gelangte ich schliesslich zum Ziel durch Anwendung von Kieselsäuregallerte, die ich nach Winogradsky's[6]) Vorschrift darstellte. Als Dialysator gebrauchte ich einen langen Pergamentschlauch, den ich nach dem Einfüllen des Wasserglases und der stark verdünnten Salzsäure drei Tage in fliessendes gewöhnliches Wasser und darauf einen Tag in destillirtes Wasser legte, welches ich wiederholt wechselte, bis salpetersaures Silber mit dem Inhalte des Dialysators keine Trübung von Chlorsilber mehr zeigte.

---

1) Sur le microbe des nodosités des Légumineuses par M. Em. Laurent. Compt. rend. de l'Academie des sciences de Paris, CXI, 1890, p. 754.

2) A. B. Frank, Ueber die Pilzsymbiose der Leguminosen. Landw. Jahrbücher 1890, XIX, p. 550.

3) M. W. Beyerinck, Die Bakterien der Papilionaceen-Knöllchen. Botan. Zeitung 1888, p. 746.

4) M. Gonnermann, Bakterien in den Wurzelknöllchen der Leguminosen. Landw. Jahrbücher 1894, XXIII, p. 656—662.

5) M. W. Beyerinck, Die Bakterien der Papilionaceen-Knöllchen. Botan. Zeitung 1888, p. 749—50.

6) Recherches sur les organismes de la nitrification par M. S. Winogradsky. Annales de l'Institut Pasteur, 1891, p. 97—98.

Zur Befreiung der Knöllchen von anhaftenden Bakterien säuberte ich erstere gründlichst mit sterilisirtem Wasser, legte sie kurze Zeit in Alkohol und brannte denselben dann ab, oder ich brachte die unverletzten Knöllchen zehn Minuten in Sublimatlösung 1:1000, spülte sie sorgfältigst mit sterilisirtem Wasser ab, zerrieb sie in einem sterilisirten Porzellanmörser mit etwas Wasser und brachte von der Aufschwemmung eine kleine Menge in die die Kieselsäure zur Coagulation zu bringende sterilisirte Salzlösung. Bei einem Theil der Kulturen ersetzte ich in derselben das Wasser durch einen dünnen Auszug der betreffenden Leguminose. Die Gallerte wurde in Petrischalen zum Erstarren gebracht.

Nach acht Tagen hatten sich auf sämmtlichen Platten kleine weisse Colonien entwickelt, die in Pflanzenauszug übertragen reichlich zur Entwickelung kamen und je nach Herkunft an der betreffenden steril gezüchteten Pflanze Knöllchenbildung hervorriefen.

Auch in den nach der früher angegebenen Weise drei Wochen anaërob gehaltenen Schalen waren lebensfähige Colonien entstanden, woraus hervorgeht, dass das Rhizob einige Zeit ohne freien Sauerstoff zu wachsen vermag. Einen Unterschied in der Entwickelung der Colonien auf der gewöhnlichen und der mit Pflanzenauszug bereiteten Kieselsäuregallerte konnte ich nicht bemerken. Das Rhizob ist ein kleiner, ungefähr 1 μ langer, lebhaft beweglicher Bacillus. Sporen und Geisseln konnte ich nicht zur Anschauung bringen. Einen Unterschied in den Colonien und sonstige differenzirende Kennzeichen der von den verschiedenen oben genannten Leguminosen gewonnenen Knöllchenbakterien konnte ich nicht feststellen. Gegen verdünnte organische Säuren ist der Bacillus wenig empfindlich, z. B. kam er in 14 Tage alten Kulturflüssigkeiten (Auszug von Bohnenstengeln und - Blättern mit etwas Zucker) von *Aspergillus, Mucor, Botrytis* und *Penicillium*, nachdem ich dieselben durch Sterilisiren getödtet hatte und die Lösungen filtrirt, reichlich zur Entwickelung, während die Stoffwechselproducte des Rhizobs hindernd auf das Wachsthum genannter Pilze wirkte.

Um zu erkennen, ob der Bacillus befähigt sei, die ihm für seine Existenz nöthigen Stickstoffverbindungen durch Assimilation des freien Stickstoffs selbst zu bilden, brachte ich je eine Abimpfung von der Kieselsäuregallerte in eine sterilisirte Lösung von

Kaliumphosphat . . .	0,1
Magnesiumsulfat . . .	0,1

Zucker	5,0
Wasser	100,0.

Dieselbe befand sich in Glaskölbchen, die luftdicht mit Gummipfropfen verschlossen waren und durch zwei Glasröhren derartig in Verbindung standen, dass behufs Durchlüftung die eine bis in die Flüssigkeit reichte. Die zugeführte Luft saugte ich durch Watte und liess sie dann ein Gefäss mit Kalilauge durchstreichen, um stickstoffhaltige Säuren zu binden und aus etwaigen Ammonverbindungen Ammoniak frei zu machen, welches alsdann mit dem in der Luft enthaltenen in einem Gefäss mit Schwefelsäure zurückgehalten wurde. Die Kölbchen wurden dunkel gehalten.

Nach Verlauf von 49 Tagen konnte ich in keinem Gefäss lebensfähige Knöllchenbakterien wieder nachweisen, auch mit den Lösungen an den betreffenden steril gezüchteten Pflanzen keine Infection hervorrufen.

Unter den von mir gegebenen Bedingungen war es also dem Bacillus nicht möglich, freien Stickstoff zu assimiliren und sich die erforderlichen Stickstoffverbindungen selbst zu bilden.

Inwieweit das *Bacterium radicicola* auf die Stickstoffassimilation der Pflanzen einwirkt, ob es direct den Pflanzen den Stickstoff assimilirt zuführt oder durch physiologische Beziehungen vermittelnd die Pflanzen befähigt, freien Stickstoff in erhöhtem Maasse zu verwenden, untersuchte ich nicht näher.

Einige Beiträge zur Entstehung der Wurzelknöllchen.

Es ist hinlänglich erwiesen, dass die Entstehung der Knöllchen an den Wurzeln der Leguminosen nur durch den specifischen Einfluss bestimmter Arten von Rhizobien vor sich geht. Im Verlaufe dieser Arbeit ereignete es sich jedoch häufig, dass bei reichlichster Anwesenheit der Knöllchenbakterien unter annehmlich normalen Verhältnissen Wurzelknöllchen an Leguminosen nicht auftraten. Nach dieser Thatsache muss man schliessen, dass also nur unter gewissen Bedingungen die Rhizobien die Knöllchenbildung veranlassen.

Ich nahm an, dass unter bestimmten Verhältnissen die Einwanderung der Bakterien unterbleibt, wobei vielleicht chemotactische Verhältnisse mitspielen könnten, und versuchte deshalb die Bakterien

direct in das betreffende Gewebe einzuführen. Zu diesem Zwecke spritzte ich theils mit einer Pravaz'schen Spritze sowohl eine Aufschwemmung von Knöllcheninhalt als auch in sterilisirtem Wasser vertheilte Reinkultur des Knöllchenrhizobs in die Wurzeln von Keimlingen ein, theils injicirte ich ihnen obige Flüssigkeiten nach leichtem Anstechen mit einer Nadel unter der Luftpumpe bei geringem Druck. Die Keimlinge wurden dann aufs sorgfältigste von äusserlich anhaftenden Bakterien durch Abspülen mit sterilisirtem Wasser befreit und in sterilisirter Erde zur Entwickelung gebracht. In keinem Falle war innerhalb sechs Wochen eine Knöllchenbildung eingetreten. Ich schrieb zuerst dieses negative Resultat dem Einfluss der Wundreaction der Pflanzen zu, bestärkt durch die Angaben von Benecke[1]) und Prazmowski[2]), dass bei Verletzungen der Leguminosenwurzeln Knöllchenbildung unterbleiben soll. Durch Versuche konnte ich jedoch nachweisen, dass selbst nach schweren Verwundungen der Wurzeln von Keimlingen an den entwickelten Pflanzen Knöllchenbildung eingetreten war.

Es dürften demnach hauptsächlich zwei Factoren zum Erfolg von Knöllchenbildungen zu beachten sein, Art der Einwanderung und Ausbildung der Bakterien im Gewebe; letztere wird unter gewissen Bedingungen unterbleiben und somit die Ursache des negativen Erfolges sein, möglicher Weise erlangen aber auch die Bakterien nur durch die Einwanderung in die Wurzelhaare erst ihre specifische Eigenschaft.

Sicher ist, dass zur Entstehung der Leguminosenknöllchen eine normale Ernährung der Pflanze Mitbedingung ist, da bei etiolirten Pflanzen, wie bereits Prazmowski[3]) bewiesen hat, durch die ungünstige Versorgung derselben mit Kohlenstoffverbindungen Knöllchen selten auftreten oder doch nur von geringer Dimension sind.

Dem Altersstadium der Pflanzen dürfte für die Infection kein wesentlicher Einfluss zuzuschreiben sein, da ich sowohl Keimlinge als auch weit entwickelte Pflanzen zu inficiren vermochte, wie dies

1) F. Benecke, Ueber die Knöllchen an den Leguminosenpflanzen. Botan. Centralbl., XXIX, 1887, p. 93.

2) A. Prazmowski, Die Wurzelknöllchen der Erbse. Landw. Vers.-Stat., 1890, XXXVII, p. 189.

3) a. a. O.

auch von Nobbe[1]) bereits erwiesen war. Ebenfalls ist bei der Knöllchenbildung die Jahreszeit belanglos, ich erhielt Knöllchen während des ganzen Jahres, auch im Winter in einem Raum von durchschnittlich 15° C. Temperatur und kann daher die Angabe Laurent's[2]) widerlegen, dass im Winter Erbsen nicht zu inficiren seien.

Bestätigen muss ich noch die schon von Gain[3]) bemerkte Thatsache, dass in feuchtem Boden eine reichlichere Bildung der Knöllchen auftritt; dieser Umstand dürfte jedoch wohl nur auf eine schnellere Vermehrung und Wanderfähigkeit der Bakterien darin als in trockener Erde zurückzuführen sein.

Zusammenstellung der gewonnenen Resultate.

Die vorstehenden Untersuchungen dürften in der Hauptsache Folgendes ergeben:

Die Samen der Leguminosen sind nicht hereditär mit den Knöllchenbakterien inficirt, da Leguminosen steril gezüchtet stets ohne Knöllchen bleiben.

In den oberirdischen Theilen und in den inneren Partien der nicht Knöllchen tragenden Wurzeln von *Phaseolus vulgaris, Phaseolus multiflorus, Vicia sativa, Vicia Faba, Pisum sativum, Ervum Lens* und *Lupinus albus* können lebensfähige inficirende, d. h. Knöllchenbildung hervorrufende, Bakterien nicht enthalten sein.

Diese Behauptung findet ihre Begründung darin, dass die betreffenden Pflanzenstücke nach Entfernung der äusserlich anhaftenden Bakterien, Zerreiben und nach gründlichem Mischen mit sterilisirter Erde an den betreffenden darin steril gezüchteten Pflanzen keine Infection erzeugen, obgleich die eventuell in den Pflanzen enthaltenen Bakterien auf diesem Wege, als in ihren normalen Verhältnissen, zur Entwickelung kommen könnten, wie

---

1) F. Nobbe, E. Schmid, L. Hiltner und E. Hotter, Ueber die Verbreitungsfähigkeit der Leguminosenbakterien im Boden. Landw. Vers.-Stat., 1892, XLI, p. 138.

2) Recherches sur les nodosités radicales des Légumineuses par M. Em. Laurent. Annales de l'Institut Pasteur, 1891, p. 133.

3) Influence de l'humidité sur le développement des nodosités des Légumineuses par Ed. Gain. Botan. Centralbl. 1891, LVII, p. 89.

durch Controlversuche mit künstlich eingeführten Knöllchenbakterien bewiesen ist.

Ferner sprechen für obige Aussage folgende Ergebnisse:

1. Bakterien konnten in den betreffenden Gewebetheilen genannter Pflanzen mikroskopisch nicht zur Anschauung gebracht werden.
2. Aus den Pflanzenstücken war in Nährlösungen, die sich für das Knöllchenrhizob als geeignet erwiesen hatten, ein inficirendes Bacterium nicht zu kultiviren.
3. Den Knöllchenbakterien muss nach erfolgter Infection eine Wanderfähigkeit für grössere Strecken im Gewebe abgesprochen werden.
4. Knöllchenbakterien, künstlich in das Gewebe der betreffenden Leguminose eingeführt, finden nicht ihre Wachsthumsbedingungen und sterben nach einiger Zeit ab.
5. Jüngere Pflanzentheile zeigen einen entschieden für die Entwickelung enthaltener Bakterien ungünstigen Einfluss, so dass eine Gesammtinfection der Leguminosen im jugendlichen Stadium ausgeschlossen erscheinen muss.

Da die Knöllchenbakterien bei sämmtlichen aufgeführten Versuchen im Gewebe der verschiedensten Pflanzenfamilien nach einiger Zeit ebenfalls zu Grunde gingen, möchte man annehmen, dass das Knöllchenrhizob überhaupt, wenn es nicht Knöllchen hervorzurufen vermag, d. h. ohne die mit der Bildung derselben verbundenen besonderen Einrichtungen und Bedingungen, in pflanzlichen Geweben nicht zu wachsen vermag und somit absterben muss.

Auch nicht phytopathogene Bakterien im Allgemeinen dürften vielfach die Fähigkeit haben, in das Gewebe der Pflanzen einzudringen; in Wirklichkeit ist dies jedoch selten der Fall, und gehen die Bakterien alsdann gewöhnlich zu Grunde, da ihnen in den Pflanzen die Entwickelungsbedingungen meist nicht gegeben sind; vielfach wird dabei die Pflanze direct hindernd für das Fortleben der Bakterien einwirken, vielleicht durch Abscheidung baktericider Stoffe u. s. w.

Ein erheblicher Unterschied im Verhalten gegen künstlich eingeführte Bakterien scheint zwischen Leguminosen und anderen Pflanzen nicht zu bestehen.

Bei der Bildung der Wurzelknöllchen muss ausser der Anwesenheit eines inficirenden Rhizobs noch eine Summe von Nebenbedingungen verwirklicht sein. Während zur Entstehung jener die Ernährung der Pflanze einen wesentlichen Einfluss ausübt, kann ein solcher dem Altersstadium der Pflanze sowie der Jahreszeit, wenn der betreffenden Leguminose an und für sich die Bedingungen zur Entwickelung gegeben sind, nicht zugeschrieben werden.

Leipziger Botanisches Institut.



Die Zahl der Randblüthen an Compositenköpfchen in ihrer Beziehung zur Blattstellung und Ernährung.

Von

Arthur Weisse.

Mit Tafel XIX.

Ueber die Zahl der Randblüthen an den Köpfchen der Compositen finden sich in unseren Floren und systematischen Werken meistens keine oder nur sehr allgemein gehaltene Angaben. F. Ludwig in Greiz hat sich das Verdienst erworben, durch Anwendung der statistischen Methode unsere Kenntnisse in dieser Beziehung wesentlich zu fördern. Mit grossem Fleiss hat er an Tausenden von Blüthenköpfchen die Zahl der Randblüthen abgezählt und auf Grund dieses umfangreichen Materials für eine grössere Reihe von Arten die am häufigsten zu beobachtenden Zahlen festgestellt. Schon in seiner ersten Veröffentlichung über diesen Gegenstand kam Ludwig zu dem bemerkenswerthen Resultat, „dass die zungenförmigen Strahlenblüthen der Compositen in der Regel in den Zahlen der bekannten Reihe von Fibonacci 5, 8, 13, 21, 34 etc. auftreten" und „dass die Zahl der Strahlenblüthen bei den einzelnen Blüthenköpfen derselben Species um einige oder wenige dieser Zahlen herum schwankt"[1]). Aber Ludwig blieb nicht bei der Constatirung dieser Thatsache stehen, sondern er bemühte sich auch für dieselbe eine Erklärung beizubringen. Es konnte einem Forscher, wie Ludwig, der für die Verbreitung der mechanischen Blattstellungslehre in einer klar geschriebenen referirenden Abhandlung[2])

---

1) F. Ludwig, Die Anzahl der Strahlenblüthen bei *Chrysanthemum leucanthemum* und anderen Compositen. (Deutsche botan. Monatsschrift, 1887, No. 3, p. 5 d. Sep.)

2) F. Ludwig, Einige wichtigere Abschnitte aus der mathematischen Botanik. I. Die äussere Gestaltung des Pflanzenkörpers. (Zeitschr. f. math. u. naturw. Unterr., XIV, 1883, p. 161—176.)

eingetreten war, nicht entgehen, dass das Vorherrschen der angegebenen Zahlen auf eine Beziehung zur Blattstellung hinweise. Auch erkannte er richtig, dass dasselbe mit dem gewöhnlichen Auftreten der Hauptreihe der Divergenzen in Zusammenhang stehen müsse. Einen zweiten wichtigen Factor sieht Ludwig in der biologischen Anpassung der Randblüthen. „Um den Blüthenstand möglichst augenfällig zu machen," führt er in der citirten Arbeit[1]) aus, „müssen die Randfahnen die Blüthenscheibe ringsum gerade voll und gleichmässig besetzen. Eine Deckung mehrerer Blüthen würde über das Nöthige nutzlos hinausgehen. Die beiden Forderungen, die biologische und die, dass die Randblüthen einer der genannten Divergenzen angehören, scheinen hinzureichen, um das Vorkommen der genannten Zahlen überhaupt zu erklären." Die Randblüthen können nämlich nur dann eine gleichmässige Vertheilung an der Peripherie haben, wenn sie „die Anfangspunkte von Parastichen gleicher Ordnung" sind.

Wie man sieht, hat Ludwig die Beziehungen zwischen der Zahl der Randblüthen und ihrer Anordnung im Wesentlichen richtig erkannt. Um so mehr muss es Wunder nehmen, dass er dieselben in einer zweiten Mittheilung[2]) nicht weiter verfolgt, sondern das Vorherrschen der genannten Zahlen durch eine ganz abweichende Hypothese zu erklären versucht.

Angeregt durch das von Otto Müller entdeckte Gesetz der Zelltheilungsfolge von *Melosira*[3]), das in der That im Wesentlichen der klassischen Kaninchen-Aufgabe des Fibonacci[4]) entspricht, glaubt Ludwig annehmen zu dürfen, dass auch für die höheren Pflanzen das Vermehrungsgesetz des Fibonacci Geltung habe. Seine Hypothese beruht im Wesentlichen auf den folgenden vier Annahmen[5]):

---

1) F. Ludwig in der Deutsch. botan. Monatsschrift, 1887, No. 3, p. 6 d. Sep.

2) F. Ludwig, Weitere Capitel zur mathematischen Botanik. VI. Das Vorkommen bestimmter Zahlen bei den Organen höherer Gewächse und das Vermehrungsgesetz des Fibonacci. (Zeitschr. f. math. u. naturw. Unterr., XIX, 1888, p. 329 bis 338.)

3) Otto Müller, Das Gesetz der Zelltheilungsfolge von *Melosira (Orthosira) arenaria* Moore. (Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., I, 1883, p. 35—44).

— —, Die Zellhaut und das Gesetz der Zelltheilungsfolge von *Melosira arenaria* Moore. (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botanik, XIV, 1884, p. 232—290.)

4) Fibonacci, contrahirt aus Filius Bonacci, ist der Beiname des Leonardo von Pisa, eines bekannten Mathematikers aus dem 13. Jahrhundert.

5) F. Ludwig in d. angeg. Arb. v. J. 1888, p. 335—337.

1. „Das Wachsthum und die Vermehrung des Bildungsheerdes von Neubildungen“ findet so statt, „dass sich der eine Theil immer wie das Mutterorgan, der andere wie dessen Sprössling verhält“.
2. „Das Mutterorgan grenzt fortgesetzt in rhythmischer Wiederholung neue Theile ab, der Sprosstheil dagegen immer erst in der folgenden Theilperiode.“
3. „Die Neubildungen finden abwechselnd nach beiden Seiten zu statt.“
4. „Der erste jeweilige Theilungsprocess wird in der Richtung abgegeben, in welcher die Mutterzelle abgegliedert wurde.“

Da Ludwig auch in späteren Abhandlungen[1]) auf diese Hypothese zurückkommt, glaubte ich über sie ausführlicher referiren zu sollen. Ich werde auf einige Punkte derselben im ersten Abschnitt dieser Mittheilung, in welcher der Zusammenhang zwischen der Zahl der Randblüthen und der Blattstellung auf Grund thatsächlicher Beobachtungen dargelegt werden soll, noch näher einzugehen haben.

Die graphische Darstellung der Beobachtungen über die Zahl der Randblüthen führte Ludwig bei einigen Compositen-Arten auf mehrgipfelige Kurven, d. h. die Zahl der Randblüthen schwankte nicht um eine, sondern um mehrere Zahlen der Reihe 3, 5, 8, 13, 21 . . . . . Bekanntlich sind auf anthropologischem Gebiet von Quételet und Galton grundlegende Untersuchungen über die Bedeutung derartiger statistischer Ergebnisse angestellt worden, die zu der Ansicht führten, dass das Auftreten mehrgipfeliger Kurven durch Mischung mehrerer Rassen bedingt werde. Hierauf gestützt, glaubte Ludwig[2]) und neben ihm auch

1) F. Ludwig, Die constanten Strahlenkurven der Compositen und ihre Maxima. (Schriften d. naturf. Gesellsch. in Danzig, N. F., VII. Bd., 3. Heft, 1890, p. 177 bis 179. Mit Taf. VI.)

— —, Ueber Variationskurven und Variationsflächen der Pflanzen. Botanisch-statistische Untersuchungen. (Botan. Centralbl., LXIV, 1895, p. 1—8, 33—41, 65 bis 72, 97—105, 248—249. Mit Taf. I—II.)

2) Ausser den schon citirten Arbeiten:

F. Ludwig, Eine fünfgipfelige Variationskurve. (Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., XIV, 1896, p. 204—207.)

— —, Weiteres über Fibonacci-Kurven. (Botan. Centralbl., LXVIII, 1896, p. 1—8. Mit Taf. I.)

Hugo de Vries[1]), der hierzu gleichfalls schätzenswerthe Beiträge geliefert hat, auch in diesen Fällen stets auf Mischung von Rassen schliessen zu müssen.

Gelegentliche Beobachtungen legten mir die Frage nahe, ob nicht auch Ernährungsmodificationen eine Aenderung in der Lage der Maxima bedingen könnten. Meine diesbezüglichen Untersuchungen theile ich im zweiten Abschnitt der vorliegenden Arbeit mit.

I. Beziehungen zwischen Zahl und Stellung der Randblüthen.

Um für die Beziehungen zwischen der Zahl der Randblüthen und der an den Blüthenköpfchen auftretenden Blattstellung eine thatsächliche Grundlage zu gewinnen, erschienen mir zunächst entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen unerlässlich. Als Objecte für diese dienten fast ausschliesslich Endköpfchen von *Helianthus annuus* L. Meine an dem Stammscheitel in den verschiedensten Entwickelungsstadien vorgenommenen Beobachtungen zeigten, dass für die Anlage der Blüthen dieselben Anschlussgesetze wie für vegetative Organe Gültigkeit haben. Ich konnte in dieser Beziehung nur das bestätigen, was von Schwendener bereits in seiner „Mechanischen Theorie der Blattstellungen“[2]) ausgesprochen und neuerdings, zur Entkräftigung gegnerischer Einwände, von ihm in ausführlicherer Weise[3]) behandelt worden ist. Ueberall schliessen sich die neuen Anlagen in gesetzmässiger Weise an die vorhergehenden an und zwar unter voller Ausnutzung des vorhandenen Flächenraums[4]).

Auf die beiden gegenständigen Kotyledonen folgen bei *Helianthus annuus* meistens 2—4 decussirte Laubblattpaare. An diese schliessen sich dann einzelne Blätter in allmählich regelmässiger

1) Hugo de Vries, Eine zweigipfelige Variationskurve. (Archiv f. Entwickelungsmechanik der Organismen, II, 1895, p. 52—64.)

— —, Sur les courbes galtoniennes des monstruosités. (Bulletin scientifique de la France et de la Belgique, tom. XXVII, 1896, p. 396—418.)

2) S. Schwendener, Mechanische Theorie der Blattstellungen. Leipzig 1878, p. 52—54.

3) S. Schwendener, Die jüngsten Entwickelungsstadien seitlicher Organe und ihr Anschluss an bereits vorhandene. (Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. z. Berlin, 1895, p. 645—663.)

4) a. a. O., p. 652.

werdender Spiralstellung an. Bekanntlich müssen, falls nicht ganz besondere Störungen eintreten, bei dem Uebergang von der decussirten Stellung zur spiraligen Anordnung Divergenzen der Hauptreihe resultiren[1]). Meistens ist es die $\frac{3}{8}$-Stellung, die in dem oberen Theile der primären Achse von *Helianthus* zu beobachten ist; doch finden sich auch nicht selten die Divergenzen $\frac{2}{5}$ und $\frac{5}{13}$. Ich habe sowohl die Zahl der auf die Kotyledonen folgenden Blattpaare als auch die unterhalb des Endköpfchens auftretende Divergenz der Laubblätter für die untersuchten Exemplare in Tabelle I zusammengestellt. Es geht aus derselben hervor, dass unter 141 Beobachtungen in 132 Fällen Divergenzen der Hauptreihe, dagegen in nur sechs Fällen Divergenzen der Nebenreihe

$$\frac{1}{3}, \frac{1}{4}, \frac{2}{7}, \frac{3}{11}, \frac{5}{18}, \frac{8}{29} \ldots\ldots$$

und in drei Fällen gänzlich unregelmässige Stellungen auftraten.

Die Zahl der an der Hauptachse stehenden Laubblätter schwankte bei den untersuchten Pflanzen zwischen 17 und 46. Bezüglich der Einzelheiten verweise ich auf Tabelle I und II.

Bei der Anlage des Blüthenköpfchens erfährt der Stammscheitel eine wesentliche Verbreiterung. Die seitlichen Organe dagegen nehmen, sowohl bei ihrem ersten Hervortreten als auch bei ihrer Weiterentwickelung, an dieser Vergrösserung nicht Theil, erleiden vielmehr häufig eine bemerkenswerthe Reduction. Es findet also auf alle Fälle eine Verkleinerung ihrer relativen Grösse zu dem Stammdurchmesser statt. Hierdurch ist aber mit mechanischer Nothwendigkeit eine fortschreitende Annäherung der Divergenz an den Grenzwerth, sowie das Auftreten höherer Zahlen für die Contactzeilen bedingt. Es sind ja gerade diese Verhältnisse von Schwendener in der „Mechanischen Theorie der Blattstellungen“ mit mathematischer Schärfe dargelegt worden[2]). In besonders anschaulicher Weise demonstrirt dies ferner eine Figur, welche Schwendener in der schon citirten Abhandlung aus dem Jahre 1895 mittheilt[3]). Bereits in der Region der äusseren Hüllblätter, noch mehr aber in der Blüthenregion tritt dieses Fort-

1) Vergl. Schwendener, Zur Theorie der Blattstellungen. (Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1883, p. 741—773.)

A. Weisse, Neue Beiträge zur mechanischen Blattstellungslehre. (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botanik, XXVI, 1894, p. 256—266.)

2) Schwendener, Mech. Th. d. Blattst., p. 59 ff.

3) Schwendener in d. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. z. Berlin, 1895, p. 660.

schreiten der Contactzeilen deutlich in Erscheinung (vergl. die Figuren auf Taf. XIX).

An jedem Blüthenköpfchen der Sonnenblume stehen zu äusserst Hüllblätter ohne Achselproduct. Ihre Zahl schwankte an den Endköpfchen der untersuchten Pflanzen zwischen 6 und 62, und zwar steht dieselbe wohl hauptsächlich mit der Grösse des Köpfchens in Zusammenhang, wird aber ausserdem noch von anderen, mir unbekannten Factoren bedingt. Genauere Angaben finden sich in Tabelle I und III.

An dieser Stelle will ich gleich bemerken, dass die nähere Untersuchung bei den Sonnenblumen stets auf das Endköpfchen beschränkt werden musste, da sich die an den Axillartrieben stehenden Köpfchen fast immer als unregelmässig gebaut erwiesen. Schon in ihrer Form sind sie meistens nicht kreisförmig, sondern gewöhnlich elliptisch mit transversal gestellter grosser Achse, ja bisweilen bisquitförmig, und weisen daher nur selten überhaupt eine regelmässige Spiralstellung der Blüthen auf.

An die leeren Hüllblätter schliessen sich allmählich kleiner werdende Hüllblätter, die gleichzeitig die Deckblätter der Zungenblüthen darstellen. Auf diese folgen, den ganzen Innenraum des Blüthenköpfchens ausfüllend, die Röhrenblüthen mit ihren Tragblättern, den sogenannten Spreuschuppen. Die Tragblätter gehören mit ihrem Achselproduct durchaus zusammen, beide gehen ja gemeinschaftlich aus einem sich am Stammscheitel vorwölbenden Höcker hervor. Dies ist bei der Beurtheilung der Contactverhältnisse nicht ausser Acht zu lassen.

Auf Querschnitten, die man durch Sonnenblumenköpfe herstellt, kann man die näheren Beziehungen leicht verfolgen. Es genügt für Köpfe, die gerade im Aufblühen begriffen sind, die Betrachtung mit blossem Auge oder bei Lupenvergrösserung. Für das Studium jüngerer Stadien ist das Mikroskop zu Hilfe zu nehmen. Die Präparation bietet nur bei Verfolgung der jüngsten Entwickelungszustände Schwierigkeit, da es alsdann keineswegs ganz leicht ist, einen das ganze Köpfchen umfassenden Schnitt zu erhalten. Die Zungenblüthen treten auch schon in sehr jungen Stadien durch ihre besondere Form gegenüber den Röhrenblüthen deutlich hervor und sind bei einiger Uebung auch auf tiefer geführten Querschnitten mit Sicherheit zu erkennen. Man wird an solchen Präparaten (vergl. die Figuren) sich leicht davon überzeugen können, dass die Zungenblüthen mit ihren Deckblättern stets eine geschlossene

Zone bilden, in welcher im Allgemeinen jedes Deckblatt nach beiden Seiten hin mit nur einem benachbarten Deckblatt in Contact steht. Wie diese Organe in ihrer Raumerfüllung den Uebergang von den leeren Hüllblättern zu den Röhrenblüthen bilden, so vermitteln sie auch den Uebergang der Blattstellung zwischen diesen. Gerade in ihrer Region tritt besonders deutlich das allmähliche Vorrücken der Contactzeilen in Erscheinung.

Die Zahl der Zungenblüthen war an den Endköpfchen der untersuchten *Helianthus*-Exemplare recht verschieden. An normal ernährten Pflanzen fand ich sie im Allgemeinen um 34 und 55 schwankend; an absichtlich schlecht ernährten Topfkulturen ging die Zahl bis auf 13 herab und nur in wenigen Fällen über 34 hinaus, der Hauptgipfel lag bei 21; an besonders gut ernährten, auf stark gedüngtem Boden erwachsenen Exemplaren stieg andererseits ihre Zahl bis auf 82. In Tabelle IV sind meine diesbezüglichen Beobachtungen, soweit sie für Abschnitt II in Betracht kommen, zusammengestellt. In der oberen Reihe stehen jedes Mal die Zahlen der Randblüthen, darunter die Zahl der beobachteten Fälle in fortlaufender Numerirung. Man gewinnt so, wenn es sich nicht um eine sehr grosse Zahl von Beobachtungen handelt, eine Tabelle, die an Uebersichtlichkeit einer graphischen Darstellung kaum etwas nachgiebt, dagegen leicht durch Satz hergestellt werden kann. Dieselbe Darstellungsform ist auch in den Tabellen II und III zur Anwendung gekommen.

Aus Tabelle IV, C ersieht man, dass die Kurve, welche die Häufigkeit des Vorkommens der einzelnen Zahlen der Zungenblüthen veranschaulicht, also die „Strahlenkurve“ im Sinne von Ludwig[1]), in unserem Falle sechsgipfelig ist, und zwar ihre Gipfel bei 13, 15 bezw. 16, 21, 26, 34 und 55 besitzt. Der Hauptgipfel liegt bei 34 (in 16 Fällen), die höheren Nebengipfel bei 21 (in 10) und bei 55 (in 7 Fällen), während die niedrigeren Gipfel (mit je 5 und 4 Beobachtungen) auf die Zahlen 13, 15 bezw. 16, sowie auf 26 fallen. Von diesen gehören die Zahlen 13, 21, 34 und 55 direct der Schimper-Braun'schen Hauptreihe an, 26 steht als 2 . 13 zu ihr in einfacher Beziehung, und ähnlich ist der bei 15 bezw. 16 auftretende flache Gipfel, falls man 16 als eigentliche Gipfelzahl ansieht, als 2 . 8 mit der Hauptreihe in Zu-

1) Ludwig in den Schriften der naturf. Gesellsch. in Danzig, N. F., VII. Bd., 3. Heft, 1890, p. 178.

sammenhang zu bringen. Die Gipfelzahlen entsprechen also durchaus der von Ludwig ausgesprochenen Regel.

Es ergiebt sich ferner aus meinen Untersuchungen ein unverkennbarer Zusammenhang zwischen der Zahl der Zungenblüthen und den Contactzeilen der auf sie folgenden Röhrenblüthen. Um dieses Verhältniss deutlich hervortreten zu lassen, habe ich in Tabelle I die einzelnen Beobachtungen nach der Zahl der Zungenblüthen geordnet. Man sieht so ohne Weiteres, wie mit der Zahl der Randblüthen auch die Contactzeilen der zugehörigen Scheibenblüthen vorrücken. Bei genauerer Betrachtung ergiebt sich der Satz, dass im Allgemeinen die Zahl der Zungenblüthen von *Helianthus annuus* mit der Zahl der weniger steil verlaufenden Contactzeilen der auf sie folgenden Röhrenblüthen übereinstimmt oder ihr wenigstens sehr nahe steht.

Hierbei ist zu berücksichtigen, dass bekanntlich die Röhrenblüthen in den jüngsten Entwickelungsstadien des Köpfchens sich in anderen Parastichen berühren als zur Blüthezeit[1]). Es stimmen jedoch bei Knospen, an denen schon alle Röhrenblüthen angelegt sind, die Contactverhältnisse bereits im Wesentlichen mit denen der Blüthezeit überein (vergl. Fig. 2 auf Taf. XIX). Nur für diese Stadien ist die oben ausgesprochene Regel zutreffend. Ferner ist zu bemerken, dass in allen Angaben nur die äusseren Partien der Scheibenblüthen in Betracht gezogen sind. Nach der Mitte zu tritt häufig das Aufhören einzelner Parastichen störend ein. Auf diesen Umstand, das „avortement des spires secondaires“, haben bekanntlich schon die Brüder Bravais[2]) hingewiesen.

An Köpfchen, bei welchen die Zahl der Randblüthen nahe der Mitte zwischen zwei Zahlen der Hauptreihe liegt, tritt zwischen den Scheibenblüthen gewöhnlich nach drei Seiten Contact auf. Es findet dann also eine Anordnung statt, welche der Mittelstellung bei dem durch Grössenabnahme der Organe bedingten Vorrücken der Contactzeilen entspricht (vergl. hierzu die schon einmal citirte Textfigur der Schwendener'schen Abhandlung aus dem Jahre 1895[3]) bei α und β). Die Zahl der Zungenblüthen liegt in solchen

1) Vergl. Schwendener in d. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1895, p. 659.

2) L. et A. Bravais, Essai sur la disposition des feuilles curvisériées. (Ann. d. sc. natur., II. sér., tom. VII, 1837, p. 79 u. 103.

3) Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1895, p. 660.

Fällen nahe der Mitte zwischen den Zahlen der beiden niederen Contactzeilen.

Es ergab sich sodann aus den Beobachtungen die Thatsache, dass die Zahlen der Berührungsparastichen der Scheibenblüthen — Divergenzen der Hauptreihe vorausgesetzt — von der relativen Grösse des Köpfchens, beziehungsweise von der Zahl der Scheibenblüthen abhängig sind. Wären diese an allen Köpfchen genau gleich gross, so müsste sich sogar ein einfaches Verhältniss zwischen der Zahl der Parastichen und dem Durchmesser des Köpfchens berechnen lassen. In Wirklichkeit trifft dies nun allerdings nicht ganz zu, und so kann nur die relative Grösse in Betracht kommen. Von der Richtigkeit dieser Beziehungen wird man sich leicht durch Vergleichung der Fig. 1—4 auf Taf. XIX überführen. Uebrigens ist dieses Verhalten eine nothwendige Forderung der mechanischen Blattstellungslehre. Wir sahen schon, dass mit dem Grösserwerden des Stammumfangs ein weiteres Vorrücken der Contactzeilen verbunden ist. Es wird nun auch ohne Weiteres verständlich, dass an relativ kleinen Köpfchen die Zungenblüthen in kleiner, an relativ grossen in grösserer Anzahl vorkommen.

Durch das Uebereinstimmen der Zahl der Randblüthen mit der Zahl einer der Contactzeilen der Scheibenblüthen wird jedenfalls die Forderung einer möglichst gleichmässigen Vertheilung der Zungenblüthen erfüllt. Ob diese, wie Ludwig[1]) glaubt, als eine biologische Anpassungserscheinung anzusehen sei, lasse ich dahingestellt. Sicher tritt aber ein gewisses „Streben" nach actinomorphem Bau an den Köpfchen aller Compositen hervor.

Dass die Zahl der Zungenblüthen nicht immer genau mit einer Parastichenzahl übereinstimmt, hat wohl hauptsächlich darin seinen Grund, dass die Köpfchen ja niemals mathematisch regelmässig gebaut sind. Wenn sich der Stammscheitel nicht nach allen Seiten hin ganz gleichmässig erweitert, so werden natürlich an denjenigen Stellen des Umfangs, welche im Wachsthum gefördert erscheinen, auch etwas grössere Räume den Anlagen der Seitenorgane zur Verfügung stehen. Handelt es sich nun z. B. um die Uebergangszone zwischen den Zungen- und Röhrenblüthen, so werden

---

1) F. Ludwig, Die Anzahl der Strahlenblüthen bei *Chrysanthemum leucanthemum* und anderen Compositen. (Deutsch. botan. Monatsschr. 1887, No. 3, p. 6 d. Sep.)

an solchen geförderten Stellen sich noch Zungenblüthen entwickeln, während im Uebrigen bereits Röhrenblüthen auftreten.

Es hängt hiermit zusammen, dass die Zungenblüthen in ihrer Stellung keineswegs immer der Grundspirale folgen. Ich habe hierauf bei der Untersuchung, bis auf einige zuerst beobachtete Fälle, stets geachtet und in Tabelle I vermerkt, ob es der Fall sei oder nicht. Unter 134 diesbezüglichen Beobachtungen war in 59 Fällen die Frage mit ja, in 75 Fällen mit nein zu beantworten.

In der aus Tabelle IV, C zu entnehmenden Strahlenkurve für *Helianthus annuus* treten, wie schon erwähnt, bei 16 und 26 Nebengipfel auf. Auch Ludwig fand bei seinen an anderen Pflanzenarten vorgenommenen Zählungen mehrfach secundäre Gipfelzahlen, welche sich als das Doppelte der Zahlen der Hauptreihe darstellen. Ihr relativ häufiges Auftreten scheint mir dadurch erklärlich, dass durch eine derartige Stellung die Zungenblüthen noch am gleichmässigsten vertheilt werden, falls die Blüthenköpfe in ihrer Grösse zwischen solchen liegen, für welche zwei einfache Zahlen der Hauptreihe am günstigsten wären. Auch mag es sich bei einigen dieser Zahlen nur um Combinationsgipfel handeln. Dass ihr Zustandekommen „meist durch wirkliche Verdoppelung der Organanlagen" bedingt sei, wie dies Ludwig[1]) behauptet, ist durch nichts bewiesen. Beobachtungen am Stammscheitel schliessen vielmehr die Annahme des Dédoublements in diesem Falle gänzlich aus. Verdoppelungen der Parastichenzahlen, die man gelegentlich beobachtet, gehören bekanntlich zu dem „système bijugué" der Brüder Bravais.

Ich theile im Folgenden eine ausführlichere Beschreibung von einigen meiner Beobachtungen mit, die an der Hand der beigegebenen Figuren die in Rede stehenden Verhältnisse näher erläutern soll.

Helianthus annuus, Sorte II[2]), Topfkultur (vergl. Tabelle I, No. 3). Der Samen dieser sowie der übrigen genauer besprochenen Sonnenblumen wurde am 29. April 1896 ausgesät. Die Pflanze gelangte am 2. September zur Untersuchung, als sich ihre Randblüthen eben öffneten; sie war ca. 60 cm hoch und hatte unten einen Stamm-

---

1) F. Ludwig, Ueber Variationskurven und Variationsflächen der Pflanzen. (Botan. Centralbl., LXIV, 1895, p. 99, 101 u. 102.)

2) Bezüglich der Bedeutung von Sorte I und II verweise ich auf Abschn. II.

umfang von 12 mm. Auf die Kotyledonen folgten zunächst vier Laubblattpaare in Anfangs ziemlich regelmässiger Decussation. An diese schlossen sich die übrigen Laubblätter in rechtsläufiger Spiralstellung an. Im oberen Theile des Stengels betrug ihre Divergenz $\frac{2}{5}$. An dem Endköpfchen standen acht leere Hüllblätter, die in Fig. 1 auf Taf. XIX mit den Nummern 1—8 versehen sind. Auf diese folgten 13 Zungenblüthen mit ihren Deckblättern, in der Figur von 9—21 numerirt und durch Schattirung hervorgehoben. In dieser Region des Köpfchens bildeten die 5er- and 8er-Parastichen die Contactzeilen. Die Röhrenblüthen stehen aussen auf den 13er- und 21er-, zum Theil auch auf den 8er-Zeilen in Contact; mehr nach innen zu bilden überall auch die 8er-Parastichen Contactzeilen.

Helianthus annuus, Sorte II, Topfkultur (vergl. Tabelle I, No. 35). Als die Pflanze am 10. August untersucht wurde, hatte das Endköpfchen einen Durchmesser von ungefähr 6 mm erreicht. Auf die Kotyledonen 0,0′ folgten zunächst fünf Blattpaare, von denen die drei ersten, 1,1′—3,3′, regelmässige Decussation zeigten, während die Glieder der beiden oberen Paare, 4,4′ und 5,5′, nicht mehr genau gegenüber standen. Es schlossen sich ihnen die übrigen Laubblätter, 6—23, in rechtsläufiger Spirale mit der Divergenz $\frac{2}{5}$ an. Die 17 leeren Hüllblätter des Endköpfchens folgen nicht genau der Grundspirale (vergl. Fig. 2 auf Taf. XIX). Während die Organe 24—39 leere Hüllblätter sind, trägt 40 schon eine Zungenblüthe; Hüllblatt 41 ist wieder ohne Achselproduct. Entsprechend sind die Organe 42—60 Zungenblüthen, 61 ist eine Röhrenblüthe und 62 die letzte Zungenblüthe. Trotzdem die 21 Zungenblüthen somit nicht der Grundspirale angehören, bilden sie doch die Anfangsglieder der 21er-Parastichen, welche im Verein mit den 34er-Parastichen die Contactzeilen der Röhrenblüthen darstellen.

Helianthus annuus, Sorte II, Freiland-Exemplar (vergl. Tabelle I, No. 85). Die Pflanze gelangte am 5. September zur Untersuchung, als sich gerade die äussersten Blüthen des Endköpfchens entfaltet hatten. Der Stamm war ca. 200 cm hoch und unten 36 mm im Umfang. An die Kotyledonen schlossen sich vier decussirte Blattpaare an. Die Glieder des letzten Paares standen nicht mehr gerade gegenüber und auch nicht in ganz gleicher Höhe und leiteten so zu einer Spiralstellung über, die im oberen Theil des Stammes die Divergenz $\frac{3}{8}$ aufwies. Die Blüthenscheibe umschlossen 31 leere Hüllblätter, die in Fig. 3 auf Taf. XIX mit den Nummern 1—31 ver-

sehen sind. Die 34 Zungenblüthen folgten der Grundspirale. Bei den Röhrenblüthen standen die 34er- und 55er-Zeilen in Contact.

Helianthus annuus, Sorte I, Freilandexemplar (vergl. Tabelle I, No. 128). Als die Pflanze am 29. August zur Untersuchung gelangte, stand ihr Endköpfchen am zweiten Tage in Blüthe. — Auf die Kotyledonen 0,0′ folgten zunächst zwei alternirende Blattpaare 1,1′ und 2,2′. Die Blätter 3,4 und 5,6 standen zwar in verschiedener Höhe, verhielten sich aber im Uebrigen wie decussirte Blattpaare. Mit den folgenden Blättern begann dann eine rechtsläufige Spiralstellung, die oben die Divergenz $\frac{5}{13}$ aufwies. Blatt 30 war das letzte eigentliche Laubblatt, Organ 31 stand schon auf dem Köpfchen, war aber noch von den anderen Hüllblättern unterschieden. Rechnet man es zu letzteren, so waren 34 leere Hüllblätter zu zählen. Sie sind in Fig. 4 auf Taf. XIX von 1 an numerirt. Die 55 Zungenblüthen folgten der Grundspirale und tragen die Nummern 35—89. Sie stehen zu Anfang der 55er-Parastichen der Röhrenblüthen, bei denen diese und die 89er-Parastichen als Contactzeilen hervortreten.

Nicht nur an den Exemplaren, welche Stellungen der Hauptreihe aufweisen, sondern überhaupt in allen zu einer regelmässigen Stellung führenden Fällen, konnte die Beziehung zwischen der Zahl der Randblüthen und der Blattstellung erkannt werden. Ich hatte schon bemerkt, dass an einigen der untersuchten Sonnenblumen Stellungen nach der Nebenreihe

$$\frac{1}{3}, \frac{1}{4}, \frac{2}{7}, \frac{3}{11}, \frac{5}{18}, \frac{8}{29}, \frac{13}{47} \cdots$$

beobachtet wurden. Das Zustandekommen der abweichenden Anordnung konnte stets in besonderen Unregelmässigkeiten im unteren oder mittleren Theile des Stammes festgestellt werden. Am oberen Ende der vegetativen Region war in solchen Fällen immer die $\frac{2}{7}$-Stellung zu beobachten, während an dem Blüthenköpfchen höhere Divergenzen derselben Reihe auftraten. (Bezüglich der Einzelheiten vergl. die in Tabelle I unter No. 24, 27, 105, 113, 126 und 140 aufgeführten Beispiele.) Im Folgenden sollen zwei dieser Fälle noch näher beschrieben werden.

Helianthus annuus, Sorte II, Topfkultur (vergl. Tabelle I, No. 24). Bei der Blüthe hatte die Pflanze eine Höhe von 103 cm erreicht, der Stamm hatte unten einen Umfang von 24 mm. Auf die Kotyledonen folgten zunächst drei Laubblattpaare in ziemlich regel-

mässiger Decussation; an diese schlossen sich die folgenden Laubblätter in einer Stellung an, die am ehesten als eine 4gliederige Quirlstellung mit nicht gleich hoch inserirten Gliedern angesehen werden konnte. Diese führte allmählich im oberen Theile des Stammes zu einer linksläufigen Spirale mit der Divergenz $\frac{2}{7}$. Am Endköpfchen befanden sich 13 leere Hüllblätter, die auf den 7er- und 11er-Parastichen in Contact standen. In Fig. 5 auf Taf. XIX sind dieselben mit den Nummern 1—13 versehen. Die Organe 14—32 sind Zungenblüthen mit ihren Deckblättern. Sie bilden im Allgemeinen die Anfangsglieder der bei den Röhrenblüthen hervortretenden 18er-Zeilen; nur die Zungenblüthen 14—32 gehören der gleichen 18er-Parastiche an. Bei den Scheibenblüthen stehen die 18er- und 29er-Zeilen in Contact.

Helianthus annuus, Sorte II, Freilandexemplar (vergl. Tabelle I, No. 126). Die Pflanze wies zur Blüthezeit eine Höhe von 255 cm auf, ihr Stammumfang mass unten 58 mm. Den Kotyledonen folgte ein gekreuztes Laubblattpaar; an dieses schlossen sich die nächsten elf Blätter in linksläufiger Spirale mit ungleichmässigen Divergenzen an. Es folgten ihnen zwei Blätter in gleicher Höhe, an die sich dann zerstreute Blätter in rechtsläufiger Spirale anfügten; ihre Divergenz betrug am oberen Theile des Stammes $\frac{2}{7}$. Der endständige Blüthenkopf wurde von 42 leeren Hüllblättern umschlossen. Dieselben sind in Fig. 6 auf Taf. XIX mit 1—42 numerirt. Die 54 Zungenblüthen folgen nicht der Grundspirale. Während nämlich die Organe 43—89 als Zungenblüthen ausgebildet sind, fallen unter die Nummern 90—94 schon Röhrenblüthen; hingegen stellen sich die Organe 95, 97, 98, 100, 104, 106 und 107 wieder als Zungenblüthen dar. Im Allgemeinen stehen die Zungenblüthen einzeln zu Anfang der 47er-Zeilen, in 7 Fällen beginnen diese jedoch mit zwei Zungenblüthen. Bei den Röhrenblüthen sind die 47er- und 76er-Parastichen Contactzeilen.

Wie schon bemerkt, sind zur Einleitung von Stellungen mit Divergenzen der Nebenreihe nach der Anschlusstheorie nur besondere und daher seltenere Combinationen in der Anordnung der unteren Blätter erforderlich. Ich habe in einer früheren Arbeit[1]) die näheren Bedingungen für das Auftreten dieser Stellungen angegeben und will hier nur auf das dort Gesagte verweisen. Jeden-

1) A. Weisse, Neue Beiträge zur mechanischen Blattstellungslehre. (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botanik, XXVI, 1894, p. 264 ff.)

falls bietet das Vorkommen solcher Fälle für die mechanische Blattstellungstheorie nicht nur keine Schwierigkeiten, sondern erscheint sogar als eine nothwendige Forderung. Wie ganz anders stellt sich die Ludwig'sche Hypothese zu dieser Frage! Sie muss die Giltigkeit des supponirten Wachsthumsgesetzes nach Fibonacci durchbrechen und zu einer neuen, ebenso unbewiesenen Annahme ihre Zuflucht nehmen[1]).

Ohne auf die Einzelheiten der Ludwig'schen Lehre eingehen zu wollen, bemerke ich nur, dass schon ihre erste Voraussetzung unhaltbar ist. Keineswegs hängt nämlich im Allgemeinen die Stellung der Seitenorgane mit den am Scheitel zu beobachtenden Zelltheilungen zusammen. Nur bei den Moosen trifft die Voraussetzung zu. Dass dagegen bei höheren Gewächsen, selbst wenn sie eine Scheitelzelle besitzen, eine solche Beziehung zwischen dem Scheitelwachsthum und der Blattstellung nicht besteht, hat Schwendener[2]) für mehrere Farne durch directe Beobachtung nachgewiesen. Noch weniger ist ein solcher Zusammenhang aber für Pflanzen ohne Scheitelzelle anzunehmen. Alle Beobachtungen über das Entstehen seitlicher Organe zeigen, dass von unten her, nämlich durch die schon vorhandenen Organe, nicht aber von oben her, vom Scheitel aus, die Blattstellung beherrscht wird[3]).

Aber auch für die Scheitelregion selbst ist die Giltigkeit des Wachsthumsgesetzes des Fibonacci durch nichts bewiesen. Von einer allgemeinen Geltung, wie sie Ludwig hypothetisch annimmt, kann jedenfalls nicht die Rede sein.

Da somit die Hauptreihe der Blattstellungen bezüglich ihrer Entstehung mit dem Vermehrungsgesetz des Fibonacci in gar keiner Beziehung steht, so halte ich es auch nicht für angebracht, sie mit dem Namen der Fibonacci-Reihe zu belegen. Wenn S. Günther[4]) nach dem Prioritätsprincip die Reihe 1, 2, 3, 5, 8 .... mit diesem Namen zu bezeichnen für richtig hält, so ist dies, falls es sich nur um die mathematischen Eigenschaften derselben

---

1) Vergl. F. Ludwig, Weitere Capitel zur mathematischen Botanik. (Zeitschr. f. math. u. naturw. Unterr., XIX, 1888, p. 337.)

2) Schwendener, Ueber Scheitelwachsthum und Blattstellungen. (Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1885, p. 921—937.)

3) Vergl. Schwendener, a. a. O., p. 928.

4) S. Günther, Das mathematische Grundgesetz im Bau des Pflanzenkörpers. (Kosmos, II. Jahrg., IV. Bd., 1878—79, p. 275.)

handelt, vielleicht angemessen. In der Botanik wird es aber wohl pietätvoller sein, ihr den Namen der Schimper-Braun'schen Hauptreihe zu belassen.

Meine Untersuchungen erstreckten sich noch auf einige andere Compositen-Arten. In allen Fällen erschien die Stellung der einzelnen Organe am Blüthenköpfchen stets als directe Fortsetzung der Blattstellung an der zugehörigen Achse. Ebenso bilden, wie bei der Sonnenblume, auch bei den übrigen untersuchten Pflanzen die Zungenblüthen mit ihren Tragblättern eine geschlossene Zone, d. h. jedes Deckblatt steht mit nur einem ihm links und rechts benachbarten in Contact. Das den einzelnen Arten Besondere lasse ich nun folgen.

Bei *Chrysanthemum segetum* L. treten bekanntlich[1]) am häufigsten 13 und 21 Zungenblüthen auf. An allen untersuchten Exemplaren war die Blüthenscheibe von acht Hüllblättern ohne Achselproduct umschlossen. Die folgenden Hüllblätter sind gleichzeitig die Tragblätter der Zungenblüthen und stimmen natürlich mit diesen in der Zahl überein. Die Röhrenblüthen sind ohne Deckblätter. Bei ihnen befinden sich, falls 13 Zungenblüthen vorhanden sind, die 13er- und 21er-Parastichen in Berührung; bei 21 Zungenblüthen sind die 21er- und 34er-Zeilen der Röhrenblüthen in Contact. Wie bei *Helianthus* stimmen also auch in diesem Falle die Randblüthen in ihrer Zahl mit den weniger steil verlaufenden Parastichen der Scheibenblüthen überein. An einem Köpfchen mit 20 Zungenblüthen fand ich an der Stelle, wo die 21ste zu erwarten gewesen, eine mit einem Deckblatt versehene vierzählige Röhrenblüthe, bei welcher der nach aussen gekehrte Zipfel der Corolla breiter und mehr als doppelt so lang war als an den normalen fünfzähligen Röhrenblüthen, ein interessanter Uebergang zwischen Rand- und Scheibenblüthen.

Chrysanthemum Leucanthemum L. besitzt nach den vielen Zählungen Ludwig's den Hauptgipfel der Strahlenkurve bei 21. Ich untersuchte eine Anzahl von Köpfchen, bei denen die Zahl der Zungenblüthen zwischen 18 und 26 schwankte. An den Blüthenscheiben standen zunächst 16—22 leere Hüllblätter. Ihnen folgten dann

---

1) Vergl. Hugo de Vries, Eine zweigipfelige Variationskurve. (Archiv f. Entwickelungsmechanik der Organismen, II, 1895, p. 55 ff.)

die 18—26 Hüllblätter, welche gleichzeitig die Deckblätter der Zungenblüthen darstellen. Bei den Röhrenblüthen sind keine Tragblätter vorhanden. Es waren bei ihnen stets die 21er-Parastichen am sinnfälligsten und bildeten im Allgemeinen mit den 13ern die Contactzeilen. Die Zungenblüthen stimmten somit in diesem Falle mit den steileren Contactzeilen der Röhrenblüthen bezüglich ihrer Zahl überein.

Auch *Anthemis tinctoria* L. hat nach Ludwig meistens 21 Zungenblüthen; Nebengipfel treten bei 26 und 34 auf. An den im Universitätsgarten zu Berlin kultivirten Exemplaren beobachtete ich an den endständigen Köpfchen gewöhnlich um 34 Randblüthen. Die Zahl der Hüllblätter ohne Achselproduct betrug meistens 21; sie sind stets kürzer als die Hüllblätter, welche die Zungenblüthen stützen. Die Röhrenblüthen besitzen häutige Spreuschuppen. An ihnen traten an den untersuchten Köpfchen die 21er- und 34er-Parastichen als Contactzeilen auf. Auch hier ist also die Anzahl der steileren Parastichen gleich der der Zungenblüthen. Im äussersten Theile des Köpfchens standen übrigens die Blüthen häufig auch auf den 55er-Zeilen in Berührung.

Pyrethrum roseum Bbrst. besass gleichfalls zumeist 34 Zungenblüthen. Bei den Röhrenblüthen waren die 21er- und 34er-, an der Peripherie aber auch die 55er-Parastichen Contactzeilen.

Die Blüthenköpfchen von *Dahlia gracilis* hort. wiesen eine sehr grosse Regelmässigkeit auf. Ich beobachtete in fast allen Fällen fünf leere grüne, meist zurückgeschlagene Hüllblätter und acht breitere fahle Hüllblätter, welche das Köpfchen in der Knospenanlage bedecken und zugleich die Tragblätter der acht Zungenblüthen sind. Bei den Röhrenblüthen, welche gewöhnlich nach der Divergenz $\frac{21}{55}$ angeordnet sind, standen die 13er- und 21er-Zeilen in Contact. Es ist hier also die Zahl der Zungenblüthen noch um eine Stufe niedriger als die Zahl der weniger steilen Contactzeilen der Röhrenblüthen. Die sehr beträchtliche Breite jener Organe macht dieses Verhältniss durchaus verständlich.

Bei *Coreopsis mutica* Dec. zählte ich 9—10 längere blattgrüne Hüllblätter ohne Achselproduct und meistens acht kürzere gelbgrüne Hüllblätter mit braunem Rande, welche sich als die Tragblätter der Zungenblüthen erwiesen. Auch Blüthenköpfe mit 7 und 6 Zungenblüthen sind nicht gerade selten. Die Zahl der Röhrenblüthen ist nur gering. An einem Köpfchen mit sieben Strahlen war an der Stelle, welche zumeist von der achten Zungen-

blüthe eingenommen wird, eine Röhrenblüthe mit auffallend grossem Tragblatt zu beobachten.

Silphium perfoliatum L. besitzt an Blüthenköpfen mittlerer Grösse gewöhnlich 21 Zungenblüthen. Auf sechs leere Hüllblätter, die in zwei ungefähr alternirenden 3gliederigen Scheinquirlen stehen, folgen die Tragblätter der Zungenblüthen, die in ihrer Grösse zwischen den eigentlichen Hüllblättern und den Spreublättern der Röhrenblüthen ungefähr die Mitte halten. Die Scheibenblüthen zeigten die Divergenz $\frac{21}{55}$, wobei die 13er- und 21er-Zeilen in Contact standen. Also auch hier entspricht die Zahl der steileren Parastichen der Zahl der Zungenblüthen.

Telekia speciosa Baumg. ist durch sehr schmale Zungenblüthen ausgezeichnet. Hiermit im Zusammenhang steht wohl ihre relativ grosse Zahl. Einem dicht unter dem Blüthenkopfe stehenden Hochblatt folgen die 26 oder mehr grösseren grünen Hüllblätter, welche ohne Achselproduct sind. An diese schlossen sich die häufig mehr als 100 zählenden Zungenblüthen mit ihren allmählich schmäler werdenden häutigen Tragblättern an. Für kräftigere Blüthenköpfe scheint mir der Gipfel der Strahlenkurve bei 110 zu liegen. Es waren dann bei den Röhrenblüthen die 34er und 55er Parastichen die Contactzeilen. Je zwei Zungenblüthen standen zu Anfang jeder 55er-Zeile, sie bildeten mit ihren Deckblättern auch bei dieser Pflanze eine geschlossene Zone, in welcher jedes Blatt nach beiden Seiten sich mit nur einem benachbarten berührte.

Bei *Dimorphotheca pluvialis* Moench ist das Blüthenköpfchen nur von Hüllblättern umschlossen, die zugleich Tragblätter der Zungenblüthen sind. Zu Anfang der Blüthezeit tritt entschieden die Zahl 13, später an grösseren Köpfchen auch die Zahl 21 als Gipfelzahl der Strahlenkurve auf. Die Röhrenblüthen besitzen gewöhnlich die 13er- und 21er-Parastichen als Contactzeilen; an grösseren Blüthenscheiben kommen aber auch die 34er-Zeilen als solche hinzu. Im Allgemeinen bilden also die Zungenblüthen die Anfangsglieder der weniger steil verlaufenden Parastichen der Röhrenblüthen.

Auch *Calendula officinalis* L. besitzt keine Hüllblätter ohne Achselproduct. Die von mir genauer untersuchten Blüthenköpfchen wiesen besonders häufig 26 Zungenblüthen auf. Die höchste Zahl der beobachteten Randblüthen betrug 44. Bei den Scheibenblüthen traten gewöhnlich die 13er- und 21er-Zeilen in Berührung. Die Zungenblüthen standen am häufigsten zu je zweien am Rande der 13er-Parastichen; stets folgten sie der Grundspirale.

II. Abhängigkeit der Zahl der Randblüthen von Ernährungsverhältnissen.

Es war mir mehrfach aufgefallen, dass an den Köpfchen schlecht ernährter Compositen in der Zahl der Zungenblüthen eine beträchtliche Reduction auftrat. Auch Ludwig und Hugo de Vries weisen gelegentlich darauf hin, dass an kümmerlichen Exemplaren sich auffallend armblüthige Köpfchen finden. Es schien mir daher die Frage der Untersuchung werth zu sein, ob durch veränderte Ernährungsverhältnisse die Zahl der Zungenblüthen in gesetzmässiger Weise verändert werde. Zur Entscheidung derselben stellte ich Kulturen von *Helianthus annuus* in folgender Weise an. Ich wählte im Herbst 1895 zwei Sonnenblumenköpfe mittlerer Grösse aus, deren Früchte ich gesondert erntete. Der grössere Kopf, zu dem die mit Sorte I bezeichnete Aussaat gehört, hatte einen Durchmesser von ca. 18 cm. Die Früchte standen auf ihm in rechtsläufiger Spirale mit der Divergenz $\frac{89}{233}$. Als Contactzeilen traten bei ihnen die 55er-, 89er- und aussen auch die 144er-Parastichen auf. Von diesen schnitten sich die 55er- und 89er-Zeilen unter ca. 120°, die 89er- und 144er-Parastichen unter ca. 75°. Die Früchte waren einfarbig hellgrau. — Der kleinere Kopf von etwa 10 cm Durchmesser lieferte das als Sorte II bezeichnete Aussaatmaterial. An ihm zeigten die Früchte eine rechtsläufige Spiralstellung mit der Divergenz $\frac{55}{144}$ und standen auf den 55er- und 89er-Parastichen in Contact. Beide Zeilen schnitten sich unter einem Winkel von 80°. Die relativ langen und schmalen [redacted]



des August, bei den in Töpfen gezogenen Sonnenblumen am Anfang des September zur Blüthe. Die Grössenunterschiede waren jetzt im Allgemeinen recht bedeutend. Soweit die Exemplare nicht schon in früheren Entwickelungsstadien zur Untersuchung gelangt waren, habe ich die bei der Blüthezeit erreichte Höhe der einzelnen Pflanzen in Tabelle I verzeichnet. Nimmt man das arithmetische Mittel aus den beobachteten Höhen, so ergiebt sich für die Topfkulturen von Sorte I die Durchschnittshöhe von 103,5 cm, für Sorte II von 87,7 cm, während für die Freilandkulturen entsprechend 187,5 und 189,9 cm erhalten werden.

Aehnlich verhält es sich mit dem Stammumfang. Aus den in Tabelle I gleichfalls mitgetheiten Werthen für den dicht über den Kotyledonen gemessenen Umfang berechnet man für die Topfexemplare die Durchschnittszahlen 15,0 und 16,2 mm, für die Freilandexemplare 26,5 und 30,4 mm.

Die schlechtere Ernährung bedingt aber nicht etwa ein Kleinerwerden der ganzen Pflanze in dem Sinne, dass sie einer normal ernährten mathematisch ähnlich wäre, sondern es müssen dadurch, dass das Reductionsvermögen der verschiedenen Organe ein verschiedenes ist, sich auch Aenderungen in Bezug auf ihre Zahl einstellen. So sind z. B. offenbar der Grössenabnahme einer Röhrenblüthe engere Grenzen gesetzt als der Grössenabnahme des ganzen Blüthenköpfchens. Es kommt mithin eine Verschiebung in der relativen Grösse dieser Organe und damit im Zusammenhang (vergl. Abschnitt I) eine Aenderung ihrer Zahl und Stellung zu Stande.

Es trat schon bezüglich der Zahl der an der Hauptachse stehenden Laubblätter in beiden Versuchsreihen ein bemerkenswerther Unterschied hervor. In Tabelle II sind die Beobachtungen in der Weise zusammengestellt, dass in die obere Reihe die beobachteten Zahlen der Laubblätter, darunter die Anzahl der zugehörigen Beobachtungen in fortlaufender Numerirung gesetzt sind. Man ersieht so, dass bei den Topfkulturen am häufigsten 22 und 25, bei den Freilandpflanzen am häufigsten 30 Laubblätter auftraten. Die gesonderte Darstellung der sich auf die beiden Saatsorten beziehenden Beobachtungen ergiebt für die Topfkulturen von Sorte I den Gipfel bei 25, für Sorte II keinen ausgesprochenen Gipfel, für die Freilandpflanzen I. Sorte das Maximum bei 30, für die II. Sorte bei 33.

Einen noch grösseren Unterschied wiesen die gipfelständigen Blüthenköpfchen auf. Ueber die Zahl der Hüllblätter ohne

Achselproduct giebt Tabelle III nähere Auskunft. Bei den Topfkulturen schwankte ihre Zahl für Sorte I um 13, für Sorte II um 10, bei den Freilandexemplaren um 25 bezw. 29. Auch wenn man beide Sorten vereint darstellt, treten noch ihre Gipfel in beiden Versuchsreihen hervor.

Ueber die Zahl der Zungenblüthen finden sich in Tabelle IV genauere Zusammenstellungen. Die Topfkulturen von Sorte I zeigen Gipfelwerthe bei 15, 21, 25, 34 und 13, die von Sorte II bei 21 und 13. Andererseits besitzen die Freilandpflanzen von Sorte I Maxima bei 34 und 55, die von Sorte II bei 34 und 54. Wenn man für jede Versuchsreihe die beiden Sorten vereinigt, so erhält man für die Topfkulturen den Hauptgipfel bei 21, Nebengipfel bei 13, 15, 26 und 34, für die Freilandkulturen den Hauptgipfel bei 34, Nebengipfel bei 55 und 21. Man ersieht hieraus, wie bei den schlechter ernährten Pflanzen die Zahl der Zungenblüthen soweit reducirt wurde, dass der Hauptgipfel von 34 auf 21 zurückging und ein neuer Nebengipfel bei 13 hinzutrat, während der Gipfel bei 55 verschwand. Andererseits kann bei besonders üppig entwickelten Sonnenblumenköpfchen die Zahl der Randblüthen noch bedeutend weiter fortschreiten. So beobachtete ich an *Helianthus*-Pflanzen, die ausserordentlich stark gedüngt waren, bis 82 Zungenblüthen. Der Hauptgipfel scheint bei diesen nach 55 vorzurücken. Auch an den kräftigeren Exemplaren meiner Freilandkulturen war 55 die eigentliche Gipfelzahl. Dagegen gehörten die Blüthenköpfe mit weniger als 30 Zungenblüthen meistens Pflanzen an, die erst später aufgegangen und von den Nachbarexemplaren überwuchert waren. Wir sehen also, wie durch Ernährungsmodificationen der Hauptgipfel der Strahlenkurve bedeutende Verschiebungen erleiden kann.

Stellt man, ohne auf die Ernährung Rücksicht zu nehmen, alle Beobachtungen in der Weise zusammen, wie es in Tabelle IV, C geschehen ist, so gelangt man zu einer Strahlenkurve, die in der Lage ihrer beiden höheren Gipfel sich durchaus als Combinationskurve aus den für die Topf- und Freiland-Kulturen giltigen Kurven zu erkennen giebt. Sie gleicht im Wesentlichen den von Ludwig und Hugo de Vries studirten Variationskurven. Das Vorhandensein zweier Hauptgipfel hat in diesem Falle aber nichts mit der Mischung zweier Rassen zu thun, sondern ist vielmehr, wie gezeigt, nur durch die verschiedene Ernährung bedingt.

Auch in der freien Natur wird, wie ich glaube, es sich bei den meisten mehrgipfeligen Strahlenkurven um Ernährungsmodificationen und nicht um eigentliche Rassen handeln. Dass aber gelegentlich auch wirkliche Rassen zur Mehrgipfeligkeit beitragen können, soll hiermit nicht bezweifelt werden. Diese finden sich gewiss in solchen Fällen, in denen die Zungenblüthen nicht nur der Zahl, sondern auch der Form nach unterschieden sind.

Bei den sich auf meine Kulturen beziehenden Zusammenstellungen macht sich ein wesentlicher Unterschied zwischen den Strahlenkurven und den übrigen Variationskurven bemerkbar. Während nämlich die Kurven, welche die Schwankungen in der Zahl der Laub- und Hüllblätter darstellen, für jede Kulturreihe eingipfelig sind, besitzen die sich auf die Zahl der Zungenblüthen beziehenden Kurven in jedem Falle mehrere Gipfel. Es hat dies offenbar darin seinen Grund, dass bei Grössenänderung der Köpfchen ja auch die Stellung der Blüthen sich ändert (vergl. Abschnitt I), und so gewissermaassen sprungweise andere Optima für die gleichmässige Vertheilung der Randblüthen auftreten.

Auch das Vorhandensein mehrerer Gipfel an den Kurven, welche sich auf die Zahl der Doldenstrahlen von Umbelliferen und Primeln beziehen, dürfte im Allgemeinen durch Ernährungsmodificationen bedingt sein.

Berlin, im November 1896.

Botanisches Institut der Universität.

Tabelle I.

Beobachtungen an *Helianthus annuus.*

Laufende No.	Sorte und Kultur	Höhe der Pflanze cm	Unterer Umfang des Stengels mm	Zahl der Laubblätter	Zahl der auf die Kotyledonen folgenden Blattpaare	Stellung der Laubblätter unterhalb des Endköpfchens	Zahl der leeren Hüllblätter am Endköpfchen	Zahl der Zungenblüthen am Endköpfchen	Angabe, ob die Zungenblüthen der Grundspirale folgen oder nicht	Contactzeilen bei den Röhrenblüthen des Endköpfchens
1	I T.	95	15	20	5	$^2/_5$	12	13	j.	13er u. 21er
2	„ „	68	12	17	4	$^2/_5$	6	„	j.	13er u. 21er
3	II T.	60	12	22	4	$^2/_5$	8	„	j.	8er, 13er u. 21er
4	„ „	78	12	21	4	$^2/_5$	8	„	j.	13er u. 21er
5	„ „	42	10	20	4	$^2/_5$	7	„	j.	13er u. 21er
6	I T.	73	11	20	4	$^2/_5$	6	14	j.	13er u. 21er
7	II T.	70	12	20	3	$^2/_5$	7	„	j.	13er u. 21er
8	I T.	70	10	19	4	unrglm.	—	15	n.	13er u. 21er
9	„ „	70	11	24	3	$^2/_5$	10	„	n.	13er u. 21er
10	„ „	55	9	19	4	$^3/_8$	8	„	n.	13er u. 21er
11	„ „	60	10	17	5	$^2/_5$	8	„	j.	13er u. 21er
12	„ „	75	12	25	4	$^2/_5$	9	„	n.	13er u. 21er
13	„ „	68	12	19	4	$^2/_5$	10	16	n.	13er u. 21er
14	„ „	105	14	22	4	$^2/_5$	11	„	n.	13er u. 21er
15	II T.	76	13	24	4	$^3/_8$	14	„	j.	13er u. 21er
16	„ „	85	13	22	4	$^2/_5$	10	„	n.	13er u. 21er
17	II F.	92	12	27	2	$^3/_8$	6	„	j.	13er u. 21er
18	I T.	95	14	22	5	$^2/_5$	10	17	n.	13er, 21er u. 34er
19	II T.	45	12	28	3	$^3/_8$	9	„	n.	13er u. 21er
20	„ „	78	17	23	4	$^2/_5$	11	„	j.	13er, 21er u. 34er
21	„ „	85	17	21	4	$^2/_5$	9	18	n.	13er, 21er u. 34er
22	„ „	98	16	26	3	$^3/_8$	9	„	n.	13er, 21er u. 34er
23	„ „	70	15	21	4	$^2/_5$	10	19	n.	13er, 21er u. 34er
24	„ „	103	24	32	3	$^2/_7$	13	„	j.	18er u. 29er
25	I T.	80	13	22	5	$^2/_5$	8	20	n.	13er, 21er u. 34er
26	II T.	100	19	23	5	$^3/_8$	13	„	n.	21er u. 34er
27	„ „	89	15	26	3	$^2/_7$	11	„	j.	18er u. 29er
28	„ „	88	21	27	3	$^3/_8$	13	„	n.	13er, 21er u. 34er
29	II F.	128	17	27	3	$^2/_5$	18	„	j.	21er u. 34er
30	I T.	117	22	25	5	$^3/_8$	15	21	j.	21er u. 34er
31	„ „	115	21	20	4	$^3/_8$	17	„	n.	21er u. 34er
32	„ „	105	16	26	3	$^2/_5$	13	„	j.	21er u. 34er
33	„ „	85	13	25	3	$^2/_5$	9	„	n.	13er, 21er u. 34er
34	I F.	130	20	30	2	$^3/_8$	15	„	j.	21er u. 34er
35	II T.	—	—	28	5	$^2/_5$	17	„	n.	21er u. 34er
36	„ „	—	—	24	5	$^3/_8$	10	„	j.	13er u. 21er
37	II T.	115	20	32	2	unrglm.	15	„	j.	13er, 21er u. 34er

Fortsetzung zu Tabelle I.

Laufende No.	Sorte und Kultur	Höhe der Pflanze cm	Unterer Umfang des Stengels mm	Zahl der Laubblätter	Zahl der auf die Kotyledonen folgenden Blattpaare	Stellung der Laubblätter unterhalb des Endköpfchens	Zahl der leeren Hüllblätter am Endköpfchen	Zahl der Zungenblüthen am Endköpfchen	Angabe, ob die Zungenblüthen der Grundspirale folgen oder nicht	Contactzeilen bei den Röhrenblüthen des Endköpfchens
38	II T.	98	17	24	4	$^3/_8$	8	21	j.	21er u. 34er
39	„ „	100	16	25	2	$^2/_5$	9	„	j.	21er u. 34er
40	I T.	120	22	27	4	$^2/_5$	17	22	j.	21er u. 34er
41	„ „	124	23	23	4	$^2/_5$	17	„	n.	21er u. 34er
42	„ „	102	16	27	3	$^2/_5$	13	„	j.	21er u. 34er
43	I F.	115	18	24	4	$^3/_8$	25	„	n.	21er u. 34er
44	„ „	120	18	25	4	$^3/_8$	19	„	n.	21er u. 34er
45	II T.	78	13	23	5	$^2/_5$	17	„	j.	21er u. 34er
46	„ „	115	19	30	3	$^5/_{13}$	10	„	n.	13er, 21er u. 34er
47	II F.	—	—	25	4	$^3/_8$	10	„	j.	13er, 21er u. 34er
48	„ „	155	24	33	2	$^3/_8$	17	„	j.	21er u. 34er
49	II T.	120	17	30	2	$^3/_8$	14	23	j.	21er u. 34er
50	I T.	125	22	25	4	$^2/_5$	15	24	j.	21er u. 34er
51	II T.	115	25	33	3	$^2/_5$	18	„	j.	21er u. 34er
52	I T.	105	24	28	3	$^3/_8$	16	25	n.	21er u. 34er
53	„ „	106	17	25	4	$^2/_5$	13	„	n.	21er u. 34er
54	„ „	—	—	24	2	$^3/_8$	19	„	n.	21er u. 34er
55	„ „	130	21	26	4	$^3/_8$	16	26	n.	21er u. 34er
56	„ „	122	16	22	4	$^2/_5$	13	„	n.	21er, 34er u. 55er
57	I F.	142	21	33	4	$^3/_8$	27	„	j.	21er u. 34er
58	II T.	108	18	28	3	$^2/_5$	12	„	j.	21er u. 34er
59	—	—	—	26	1	4 gldrg. Qu.	20	„	n.	28er, sonst unrglm.
60	I T.	125	21	27	4	$^2/_5$	14	27	n.	21er u. 34er
61	II F.	130	17	32	3	$^2/_5$	20	30	n.	34er u. 55er
62	I F.	135	21	25	5	$^2/_5$	20	31	n.	34er u. 55er
63	„ „	175	22	34	3	$^3/_8$	25	„	n.	34er u. 55er
64	„ „	162	19	30	3	$^2/_5$	25	„	n.	34er u. 55er
65	I T.	—	—	22	3	$^3/_8$	26	32	j.	34er u. 55er
66	„ „	110	21	29	4	$^3/_8$	13	„	n.	21er, 34er u. 55er
67	I F.	190	22	29	4	$^3/_8$	21	„	n.	34er u. 55er
68	„ „	160	19	29	3	$^3/_8$	25	„	j.	34er u. 55er
69	„ „	155	19	26	4	$^2/_5$	26	„	n.	34er u. 55er
70	II F.	145	21	35	4	$^2/_5$	18	„	j.	34er u. 55er
71	„ „	160	25	36	3	$^3/_8$	29	33	n.	34er u. 55er
72	„ „	190	23	33	4	$^3/_8$	22	„	n.	21er, 34er u. 55er
73	„ „	175	27	29	4	$^2/_5$	23	„	n.	34er u. 55er
74	„ „	160	21	39	3	$^3/_8$	27	„	n.	34er u. 55er
75	I T.	125	20	25	2	$^3/_8$	16	34	j.	21er, 34er u. 55er
76	„ „	136	28	29	4	$^2/_5$	27	„	j.	34er u. 55er

Fortsetzung zu Tabelle I.

Laufende No.	Sorte und Kultur	Höhe der Pflanze cm	Unterer Umfang des Stengels mm	Zahl der Laubblätter	Zahl der auf die Kotyledonen folgenden Blattpaare	Stellung der Laubblätter unterhalb des Endköpfchens	Zahl der leeren Hüllblätter am Endköpfchen	Zahl der Zungenblüthen am Endköpfchen	Angabe, ob die Zungenblüthen der Grundspirale folgen oder nicht	Contactzeilen be[i] den Röhrenblüthen des End[-]köpfchens
77	I T.	124	19	27	5	2/5	19	34	j.	34er u. 55er
78	I F.	—	—	22	2	2/5	25	„	j.	34er u. 55er
79	„ „	220	26	28	4	3/8	26	„	j.	34er u. 55er
80	„ „	175	27	32	4	3/8	35	„	j.	34er u. 55er
81	„ „	155	27	32	4	2/5	31	„	j.	34er u. 55er
82	„ „	175	27	36	4	3/8	28	„	j.	34er u. 55er
83	„ „	170	18	26	4	3/8	24	„	n.	34er u. 55er
84	„ „	170	23	31	4	3/8	22	„	n.	—
85	II F.	200	36	31	4	3/8	31	„	j.	34er u. 55er
86	„ „	130	18	33	2	3/8	29	„	j.	21er, 34er u. 55
87	„ „	185	27	34	2	3/8	26	„	j.	34er u. 55er
88	„ „	170	21	28	3	5/13	19	„	j.	34er u. 55er
89	„ „	185	24	31	3	2/5	31	„	j.	34er u. 55er
90	„ „	152	17	30	1	3/8	23	„	n.	34er u. 55er
91	I T.	135	28	22	4	2/5	22	35	n.	34er u. 55er
92	I F.	165	23	30	5	3/8	30	„	j.	34er u. 55er
93	„ „	212	27	25	3	2/5	37	„	j.	34er u. 55er
94	„ „	155	22	27	4	2/5	25	„	j.	34er u. 55er
95	II F.	230	38	33	4	3/8	21	„	n.	34er u. 55er
96	„ „	220	28	30	4	3/8	22	„	j.	34er u. 55er
97	„ „	180	25	33	3	2/5	26	„	n.	34er u. 55er
98	„ „	190	25	31	4	2/5	29	„	j.	34er u. 55er
99	„ „	190	32	34	3	3/8	24	36	j.	34er u. 55er
100	„ „	—	—	31	4	3/8	27	„	j.	34er u. 55er
101	„ „	215	36	33	6	3/8	23	37	n.	34er, 55er u. 89
102	„ „	215	40	35	3	3/8	25	„	n.	34er u. 55er
103	I F.	200	25	29	2	3/8	26	38	n.	34er u. 55er
104	II F.	—	—	30	4	3/8	30	39	n.	34er u. 55er
105	„ „	245	33	35	5	2/7	29	„	n.	47er u. 76er
106	„ „	—	—	40	1	3/8	37	40	n.	55er u. 89er
107	„ „	185	29	40	2	3/8	27	„	n.	34er u. 55er
108	I F.	240	41	27	4	3/8	30	41	n.	34er, 55er u. 89
109	„ „	240	35	29	4	2/5	17	43	n.	34er, 55er u. 89
110	II F.	—	—	36	4	3/8	36	„	n.	34er, 55er u. 89
111	I T.	124	32	25	4	3/8	36	46	n.	34er, 55er u. 89
112	I F.	208	24	30	4	2/5	29	47	n.	34er, 55er u. 89
113	—	—	—	—	—	2/7	—	„	—	47er u. 76er
114	I F.	205	31	30	4	3/8	36	48	n.	34er, 55er u. 89
115	„ „	245	37	31	4	3/8	30	49	n.	55er u. 89er

Fortsetzung zu Tabelle I.

Laufende No.	Sorte und Kultur	Höhe der Pflanze cm	Unterer Umfang des Stengels mm	Zahl der Laubblätter	Zahl der auf die Kotyledonen folgenden Blattpaare	Stellung der Laubblätter unterhalb des Endköpfchens	Zahl der leeren Hüllblätter am Endköpfchen	Zahl der Zungenblüthen am Endköpfchen	Angabe, ob die Zungenblüthen der Grundspirale folgen oder nicht	Contactzeilen bei den Röhrenblüthen des Endköpfchens
116	I T.	123	26	30	3	2/5	21	51	n.	34er, 55er u. 89er
117	II F.	250	50	35	3	3/8	39	„	j.	55er u. 89er
118	„ „	245	48	33	3	3/8	—	„	n.	55er u. 89er
119	I F.	250	33	32	3	2/5	27	52	n.	55er u. 89er
120	II F.	240	52	30	3	3/8	32	„	n.	55er u. 89er
121	„ „	—	—	30	2	3/8	32	53	n.	55er u. 89er
122	„ „	205	35	38	4	3/8	42	„	n.	34er, 55er u. 89er
123	I F.	235	35	32	3	3/8	29	54	n.	55er u. 89er
124	II F.	—	—	35	2	5/13	34	„	n.	55er u. 89er
125	„ „	275	53	37	3	3/8	32	„	j.	55er u. 89er
126	„ „	255	58	38	1	2/7	42	„	n.	47er u. 76er
127	I T.	145	31	27	4	2/5	26	55	n.	34er, 55er u. 89er
128	I F.	—	—	32	2	5/13	34	„	j.	55er u. 89er
129	„ „	270	49	34	3	5/13	37	„	n.	55er u. 89er
130	„ „	205	29	30	3	2/5	31	„	n.	55er u. 89er
131	„ „	245	38	30	4	2/5	40	„	n.	55er u. 89er
132	II F.	—	—	34	3	5/13	43	„	j.	55er u. 89er
133	„ „	—	—	35	3	3/8	34	„	j.	34er, 55er u. 89er
134	—	—	—	—	—	5/13	—	„	—	55er u. 89er
135	—	—	—	—	—	5/13	—	„	—	55er u. 89er
136	—	—	—	—	—	5/13	—	56	—	55er u. 89er
137	I F.	—	—	32	4	3/8	35	57	n.	55er u. 89er
138	—	—	—	—	—	5/13	—	59	—	55er u. 89er
139	—	—	—	—	—	2/5	—	61	—	55er u. 89er
140	—	—	—	—	—	2/7	—	62	—	47er, 76er u. 123er
141	—	280	140	46	3	5/13	62	82	n.	89er u. 144er

Bemerkungen zu Tabelle I.

Die Beobachtungen sind nach der Zahl der Zungenblüthen geordnet. In der zweiten Colonne beziehen sich die römischen Ziffern auf die Aussaatsorten (vergl. p. 470); die Buchstaben T. und F. bedeuten Topf- bezw. Freiland-Kultur. In der vorletzten Colonne sind j. und n. die Abkürzungen von ja und nein.

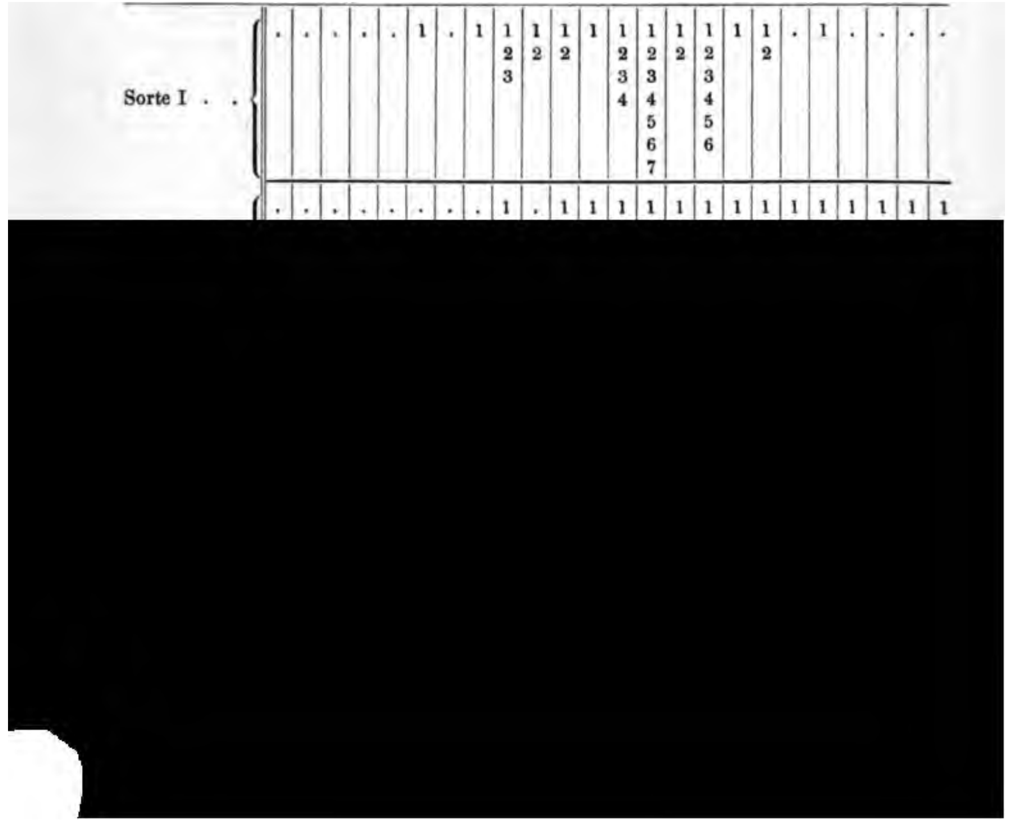
Tabelle II.

Zusammenstellung der Beobachtungen über die Zahl der Laubblätter an der Hauptachse von *Helianthus annuus.*

A. Topf-Kulturen.

	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
Sorte I . .	1 2	.	1 2 3	1 2 3	.	1 2 3 4 5 6	1	1 2	1 2 3 4 5 6 7	1 2	1 2 3 4 5	1	1 2	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Sorte II . .	.	.	.	1 2	1 2 3	1 2	1 2 3	1 2 3	1	1 2	1	1 2 3	.	1 2	.	1 2	1	.	.	.	.	.	.	.
Sorte I u. II vereinigt .	1 2	.	1 2 3	1 2 3 4 5	1 2 3	1 2 3 4 5 6 7 8	1 2 3 4	1 2 3 4 5	1 2 3 4 5 6 7 8	1 2 3 4	1 2 3 4 5 6	1 2 3 4	1 2	1 2 3	.	1 2	1	.	.	.	.	.	.	.

B. Freiland-Kulturen.



	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
Sorte I . .	.	.	.	.	.	1	.	1	1 2 3	1 2	1 2	1	1 2 3 4	1 2 3 4 5 6 7	1 2	1 2 3 4 5 6	1	1 2	.	1	.	.	.	.
[redacted]	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

[redacted]

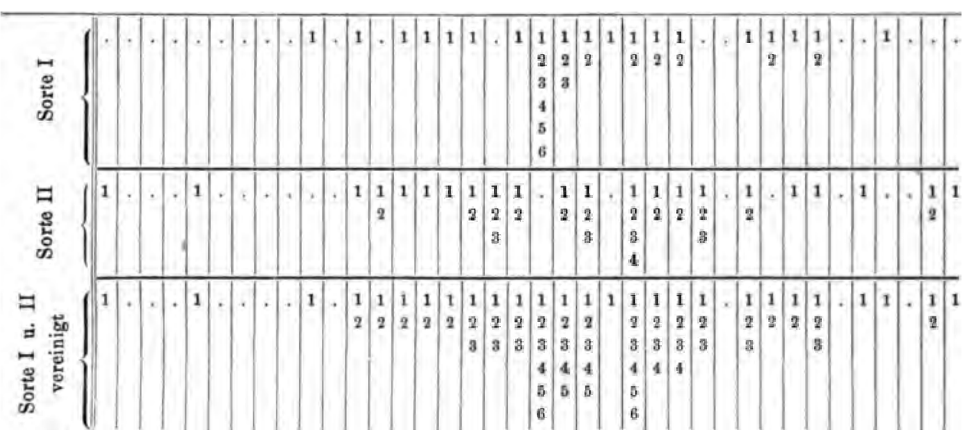
Tabelle III.

Zusammenstellung der Beobachtungen über die Zahl der leeren Hüllblätter an den Endköpfchen von *Helianthus annuus*.

A. Topf-Kulturen.

	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43
Sorte I	1 2	.	1 2	1 2	1 2 3	1	1	1 2 3 4 5 6	1 2	1 2	1 2 3	1 2 3	.	1 2	.	1	1	.	.	.	1 2	1	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.
Sorte II	.	1 2 3	1 2 3	1 2 3 4	1 2 3 4	1 2	1	1 2	1	1	.	1	1 2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Sorte I u. II vereinigt	1 2	1 2 3	1 2 3 4 5	1 2 3 4 5 6	1 2 3 4 5 6 7	1 2 3	1 2	1 2 3 4 5 6 7 8	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3 4	1 2	1 2	.	1	1	.	.	.	1 2	1	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.

B. Freiland-Kulturen.



Sorte I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	1	.	1	1	1	1	.	1	1 2 3 4 5 6	1 2 3	1 2	1	1 2	1 2	1 2	.	.	1	1 2	1	1 2	.	.	1	.	.	.
Sorte II	1	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	1	1 2	1	1	1	1 2	1 2 3	1 2	.	1 2	1 2 3	.	1 2 3 4	1 2	1 2	1 2 3	.	1 2	.	1	1	.	1	.	.	1 2	1
Sorte I u. II vereinigt	1	.	.	.	1	.	.	.	.	1	.	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3 4 5 6	1 2 3 4 5	1 2 3 4 5	1	1 2 3 4 5 6	1 2 3 4	1 2 3 4	1 2 3	.	1 2 3	1 2	1 2	1 2 3	.	1	1	.	1 2	1

Bemerkungen zu den Tabellen II—IV.

In den oberen Reihen stehen jedesmal die Zahlen der Laubblätter (bezw. leeren Hüllblätter und Zungenblüthen), darunter die Zahl der beobachteten Fälle in fortlaufender Numerirung.

Tabelle

Zusammenstellung der Beobachtungen über die Zahl der

A. Topf-

	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33
Sorte I	1 2	1	1 2 3 4 5	1 2	1	.	.	1	1 2 3 4	1 2 3	.	1	1 2 3	1 2	1	.	.	.	.	1 2	.
Sorte II	1 2 3	1	.	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2 3	1 2 3 4 5	1 2	1	1	.	1	.	.	.	.	.	.	.
Sorte I u. II vereinigt	1 2 3 4 5	1 2	1 2 3 4 5	1 2 3 4	1 2 3	1 2	1 2	1 2 3 4	1 2 3 4 5 6 7 8 9	1 2 3 4 5	1	1 2	1 2 3	1 2 3	1	.	.	.	.	1 2	.

B. Freiland-

	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33
Sorte I	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1 2	.	.	.	1	.	.	.	.	1 2 3	1 2 3	.

IV.

Zungenblüthen an den Endköpfchen von *Helianthus annuus*.

Kulturen.

34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57
1 2 3	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	1	.	.	.	1	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
1 2 3	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	1	.	.	.	1	.	.

Kulturen.

1 2 3 4 5 6 7	1 2 3	.	.	1	.	.	1	.	1	.	.	.	1	1	1	.	.	1	.	1	1 2 3 4	.	1
1 2 3 4 5 6	1 2 3 4	1 2	1 2	.	1 2	1 2	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	1 2	1	1 2	1 2 3	1 2	.	.
1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13	1 2 3 4 5 6 7	1 2	1 2	1	1 2	1 2	1	.	1 2	.	.	.	1	1	1	.	1 2	1 2	1 2	1 2 3 4	1 2 3 4 5 6	.	1

Fortsetzung

C. Zusammenstellung

	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33
	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	.	.	1	1	1	1
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2		2	2	2					2	2	2
	3		3	3	3			3	3	3			3	3					3	3	3
	4		4	4				4	4	4				4						4	4
	5		5	5				5	5	5										5	
									6	6										6	
									7	7											
									8	8											
									9	9											
									10												

Figuren-Erklärung.

Alle Abbildungen stellen Querschnitte durch Blüthenköpfchen von *Helianthus annuus* dar, Fig. 3—6 nach photographischen Aufnahmen. Wenn nicht anders bemerkt, waren die Köpfchen im Anfang des Erblühens. An den in Fig. 1—4 dargestellten Blüthenköpfchen zeigten die Organe Stellungen der Hauptreihe

$$\frac{1}{2}, \frac{1}{3}, \frac{2}{5}, \frac{3}{8}, \frac{5}{13}, \frac{8}{21}, \frac{13}{34}, \frac{21}{55} \cdots,$$

während sich Fig. 5 und 6 auf Köpfchen mit Stellungen der Nebenreihe



zu Tabelle IV.

aller Beobachtungen.

34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57
1	1	1	1	1	1	1	1	.	1	.	.	1	1	1	1	.	1	1	1	1	1	.	1
2	2	2	2		2	2			2								2	2	2	2	2		
3	3																3			3	3		
4	4																			4	4		
5	5																				5		
6	6																				6		
7	7																				7		
8	8																						
9																							
10																							
11																							
12																							
13																							
14																							
15																							
16																							

Fig. 4. Blüthenköpfchen mit **55** Zungenblüthen (von 35—89 numerirt). Bei den Röhrenblüthen stehen die 55er- und 89er-Zeilen in Contact. Vergl. Tabelle I No. 128 und p. 464. Vergr. 1½fach.

Fig. 5. Blüthenköpfchen mit **19** Zungenblüthen (von 14—32 numerirt). Bei den Röhrenblüthen bilden die 18er- und 29er-Parastichen die Contactzeilen. Vergl. Tabelle I, No. 24 und p. 464. Vergr. 2½fach.

Fig. 6. Blüthenköpfchen mit **54** Zungenblüthen (auf die Nummern 43 – 89 sowie 95, 97, 98, 100, 104, 106 und 107 fallend). Bei den Röhrenblüthen sind die 47er- und 76er-Zeilen in Berührung. Vergl. Tabelle I, No. 126 und p. 465. Vergr. 1⅓fach.

Der Einfluss des Zellkerns auf die Bildung der Zellhaut.

Von

Ch. O. Townsend.

Mit Tafel XX u. XXI.

Einleitung.

Der Zweck der Versuche, welche nachstehender Arbeit zu Grunde liegen, war, zu ermitteln, welches Verhältniss zwischen dem Zellkern und der Bildung der Zellwand besteht, unabhängig von den anderen Functionen der Zelle, die durch die Gegenwart des Zellkerns bedingt sind oder von diesem beeinflusst werden.

Um zu bestimmen, ob eine Function der lebenden Zelle vom Einfluss des Zellkerns abhängt oder ob das Cytoplasma diese selbstständig ausübt, ist eine Theilung des Zellinhaltes nöthig, so dass also wenigstens ein Theil desselben dem Einfluss des Zellkerns ganz entzogen wird. Das auf diese Weise isolirte Cytoplasma ist selbstverständlich unter Bedingungen zu halten, unter denen es lebensfähig bleiben und die ihm zukommenden Functionen aus- [redacted]



untersucht. Klebs benutzte bei seinen Studien über die Physiologie der pflanzlichen Zelle die bekannte Eigenschaft des Protoplasmas, bei der plasmolytischen Contraction in Theilstücke zu zerfallen, zur Separation von kernhaltigen und kernfreien Plasmaportionen. Er fand hierbei, dass diese Theile mehr oder weniger lange lebend bleiben, dass in einigen Fällen das Protoplasma, welches einen Zellkern enthielt, eine neue Zellwand producirte, während die kernlosen Protoplasmaballen früher oder später abstarben, ohne eine solche gebildet zu haben.

Die nächsten Versuche über das Verhältniss von Kern- zur Zellhautbildung rühren von Palla[1]) her, der besonders Pollenschläuche verwendete, die er in einer Zuckerlösung oder in einer Mischung von Gelatine und Zucker wachsen liess. Nach den Angaben dieses Forschers wurde Zellhaut auch an den kernfreien Stücken, welche beim Zerreissen des Pollenschlauches und durch Separirung im Innern entstanden, gebildet. Ebenso soll an den durch Plasmolyse erzielten kernfreien Plasmaportionen von Blattzellen, Rhizoiden und Wurzelhaaren Zellhaut entstehen. Da aber Palla auf die Plasmaverbindungen gar keine Rücksicht genommen hat, so erklären sich seine Resultate durch die ferner zu besprechende Wirkung dieser lebendigen Verbindungsfäden.

Haberlandt[2]) hob hervor, dass der Kern oft in dem Theile der Zelle liegt, wo die Wand am stärksten ist. Aus seinen Untersuchungen ist aber nicht zu folgern, dass diese Verdickung nothwendiger Weise dem Einfluss des Kerns zuzuschreiben ist, da Versuche unter Ausschluss oder Tödtung des Kerns nicht angestellt wurden. Dass ein kernhaltiges Theilstück eines Protoplasten eine Zellhaut zu bilden vermag, ist allbekannt.

Nach den soeben erwähnten Untersuchungen ist es aber noch zweifelhaft, ob ein kernfreies Plasmastück dasselbe leisten kann. Aus diesem Grunde soll in den nachfolgenden Versuchen die Frage erörtert werden, ob das Protoplasma im Stande ist, unabhängig vom Zellkern Zellwand zu produciren.

---

1) Beobachtungen über Zellhautbildung an des Zellkerns beraubten Protoplasten. Flora 1890, p. 314. — Vergl. auch Kohl, Wachsthum u. Eiweissgehalt vegetabilischer Zellhäute. Botan. Centralbl. 1889, XXXVII. Bd., p. 1.

2) Function und Lage des Zellkerns, 1887, p. 99.

Material.

Bei der Auswahl des Untersuchungsmaterials war Folgendes zu berücksichtigen:

An ein brauchbares Material musste die Anforderung gestellt werden, dass bei Plasmolyse ein Zerfallen in einzelne Theilstücke eintrat, dass diese Theilstücke längere Zeit sich lebend erhielten und dass ferner der Kern oder eine beschränkte Zahl von Kernen leicht zu übersehen war. Diesen Bedingungen genügten mehr oder minder gut folgende pflanzliche Objecte:

Spirogyra, Chara fragilis (Rhizoiden); *Marchantia polymorpha* (Rhizoiden); *Bryum caespititium* (Protonema); *Funaria hygrometrica* (Blattzellen); *Gymnogramme* (Rhizoiden und Prothallium); *Vallisneria spiralis* (Blattzellen); *Elodea canadensis* (Blatt- und Stengelzellen); *Cucurbita sp.* (Blatt- und Stengelhaare und Siebröhren); *Gynura aurantiaca, Momordica Elaterium, Heracleum sibiricum, Gaillardia lanceolata* (Blatt- und Stengelhaare); *Bryonia dioica* (Siebröhren); *Hyacinthus sp., Hippeastrum pardinum, Narcissus sp., Scilla sibirica, Crocus luteus, Chinodoxa Lucilia, Tulipa Gesneriana, Leucojum vernum* (Pollenschläuche).

Bei den Objecten lag das Verhältniss der Länge der Zellen zu ihrer Breite zwischen 4 : 1 bis 200 : 1; die kürzesten stammten von Stengel- und Blatthaaren, die längsten von Rhizoiden und Pollenschläuchen. Die Zahl der in einer Zelle enthaltenen Kerne war gewöhnlich 1, in den Pollenschläuchen 2.

Allgemeine Methode.

Soweit es anging wurden die von Klebs und Palla angewendeten Methoden benutzt. Zur Plasmolyse kam fast ausschliesslich Rohrzuckerlösung in 10—50proc. Lösung in Anwendung. Für die Siebröhren und Rhizoiden genügte die schwächste Lösung, während für einige Pollenschläuche (z. B. von *Hyacinthus*) die stärkste erforderlich war.

Die Pollenkörner wurden zumeist in einer 2,5—25proc. Rohrzuckerlösung, einzelne auch in Wasser gezüchtet [Lidforss][1]). Entweder geschah dies auf dem Objectträger oder im Hängetropfen,

---

1) Lidforss, Zur Biologie des Pollens. Pringsheim's Jahrb., 1896, p. 132.

oder es wurde auch in manchen Versuchen eine Gelatine mit entsprechendem Zuckergehalt angewandt und auf diese der Blüthenstaub ausgesäet.

Allgemein wurde das untersuchte Material direct auf dem Objectträger oder im Hängetropfen von Zeit zu Zeit beobachtet. Die Präparate wurden hierbei in der feuchten Kammer in diffusem Lichte und bei Zimmertemperatur von etwa 17° C. gehalten, ausgenommen die Fälle, in denen ein wärmerer Raum benutzt wurde; diese letzteren Versuche und deren Resultate werden in dem Abschnitte „Pollenschläuche" mitgetheilt werden.

Bei Verwendung von sterilen Materialien und bei genügender Vorsicht war es möglich, die Präparate vor Pilzen und Bakterien genügend zu bewahren. Die Neubildung einer Zellwand konnte am besten erkannt werden, indem man durch Anwendung von concentrirter Zuckerlösung plasmolysirte. In manchen Fällen wurde auch noch eine Färbung der neu gebildeten Membran mit Congoroth oder mit Chlorzinkjod ausgeführt.

Methode zur Trennung der Protoplasmamassen.

Bei den ersten Versuchen wurde bemerkt, dass die vollständige Trennung der Protoplasmatheile durch Plasmolyse nur eine scheinbare war, d. h. die Protoplasten, die beim ersten Anblick vollständig isolirt erschienen, waren noch durch plasmatische Fäden verbunden, die gewöhnlich sehr dünn und in manchen Fällen fast unsichtbar waren (Fig. 1, Taf. XX). Weitere Untersuchungen zeigten, dass alle separirten Plasmaportionen einer Zelle zunächst in dieser Weise zusammenhingen.

Diese Fäden wurden bereits von Hofmeister[1]) im Jahre 1867 bemerkt; doch es entging ihm, dass alle Protoplasmastücke einer Zelle derartig verbunden bleiben.

Denn diese plasmatischen Fäden werden allmählich dünner und durchsichtiger und entziehen sich leicht der Wahrnehmung. Wurden die Präparate jedoch mit einem passenden Färbemittel behandelt, z. B. mit Methylgrün-Essigsäure, so liessen sich die Verbindungsfäden fast immer erkennen. Bei Benutzung einer stärker plasmolysirenden Lösung schienen die Fäden schneller zu ver-

1) Handbuch der physiolog. Botanik, Bd. I, p. 71.

schwinden und die Möglichkeit lag nahe, dass eine sehr intensive Plasmolyse diese Verbindungen ganz zerstören könnte und die Plasmamassen ganz isolire. Zu diesem Zwecke wurden folgende Versuche angestellt:

Elodea canadensis, welche in einer 20proc. Rohrzuckerlösung leicht plasmolysirt werden kann, wurde auf dem Objectträger mit einer 50proc. Zuckerlösung behandelt. Der Zellinhalt contrahirte sich sofort, und in 15—30 Minuten hatte sich derselbe in vielen Zellen in zwei oder mehrere Stücke getheilt. Blieb die *Elodea* $1^1/_2$—$2^1/_2$ Stunden lang in dieser concentrirten Lösung, so war es unmöglich, die Protoplasmaballen durch Anwendung einer schwächeren Lösung in den früheren Zustand zurück zu versetzen. Waren die Zellen jedoch auf kürzere Zeit dem Einfluss der starken Lösung ausgesetzt und wurden sie dann in eine 20proc. Zuckerlösung übergeführt, so dehnten sich die Plasmapartien ein wenig aus und blieben hinlänglich lange lebend, um eine neue Zellhaut zu bilden, und zwar geschah dies an kernhaltigen wie an kernfreien Stücken. Eine eingehende Prüfung dieser, sowie auch der durch die starke Lösung getödteten Zellen zeigte, dass die verbindenden Fäden überall vorhanden waren.

Da man dieselben stets beobachten konnte, mochten die Zellen einer intensiven oder schwächeren Plasmolyse unterworfen worden sein, so musste für unsere Zwecke nothwendig eine Zerstörung dieser Plasmafäden herbeigeführt werden. Aus diesem Grunde wurden verschiedene Wege eingeschlagen.

1. Druck. Das Material wurde auf dem Objectträger präparirt, der Zellinhalt kräftig, jedoch ohne Schädigung des Protoplasten so plasmolysirt, dass man Verbindungsfäden von grösstmöglichster Länge erhielt. Das Präparat wurde dann unter das Präparirmikroskop genommen und vermittelst einer feinen Nadel ein Druck auf die zwischen zwei Protoplasmastücken liegende Stelle ausgeübt. Die Stärke des Druckes variirte je nach der Widerstandsfähigkeit der Zellwand. Dieser Weg führte gewöhnlich zu keinem Resultat bei Zellen von beträchtlichem Querdurchmesser, wie z. B. in den Haaren von *Heracleum*. In solchen Fällen wurde die Zellwand auf den Protoplasten gepresst und verletzte diesen, ohne dass man die beabsichtigte Trennung erzielte; mit gutem Erfolg liess sich jedoch die Methode bei langen und schmalen Zellen, wie bei Rhizoiden, Wurzelhaaren, Stengel- und Blatthaaren (*Cucurbita*, *Gaillardia* u. s. w.) anwenden. Es ist jedoch ziemlich schwierig,

sich von der völligen Trennung der Verbindungsfäden zu überzeugen, da sie oft der Zellwand dicht anliegen.

2. Schneiden. An dem wie unter 1. angerichteten Materiale konnte die Isolirung der Protoplasten auch durch Zerschneiden bewerkstelligt werden, wobei ebenfalls für thunlichstes Sterilhalten der Objecte Sorge zu tragen war.

3. Inductionsschläge. Die Präparation des Materials zu diesen Versuchen blieb dieselbe und nur bezüglich des Objectträgers wurden Einrichtungen getroffen, wie sie Klemm in seiner Abhandlung: „Desorganisationserscheinungen der Zelle“ [1]) beschreibt. Sobald der Zellinhalt genügend plasmolysirt war, wurde eine geeignete Zelle auf dem Objectträger in eine derartige Lage zwischen die Platinelektroden gebracht, dass die Spitzen derselben die Zelle auf jeder Seite berührten und zwar an der Stelle, die mitten zwischen den zwei zu trennenden Protoplasmaportionen gelegen war. Der Inductionsstrom blieb bis zur vollständigen Zerstörung der Plasmafäden in Wirkung. Bei zu hoher Stromintensität oder bei zu lange andauernder Einwirkung wurden Protoplast wie Plasmafäden getödtet. Wenige Versuche genügten jedoch, um die Stromstärke und die zulässige Zeit seiner Anwendung zu bestimmen. Diese Methode war erfolgreich bei allen grossen Zellen, die durch Druck leicht Schaden nehmen, z. B. bei Haaren von *Heracleum*, aber auch bei dünnen, langen Zellen, wo die Protoplasmaballen verhältnissmässig weit auseinander lagen.

4. Freie Protoplaste. Das Material für die hierher gehörigen Versuche wurde in derselben Weise, wie unter 2. angegeben, präparirt und zerschnitten. Nach dem Zerschneiden wurde nochmals ein wenig plasmolysirt und durch Schütteln oder auf andere Weise bewirkt, dass eine grosse Anzahl Protoplasmamassen aus den Zellen austrat und frei in der plasmolysirenden Flüssigkeit herumschwamm. Diese Methode wurde bereits von Klercker zum Zwecke des Studiums des Inhalts lebender Zellen angewendet und ist in seinem Aufsatze: „Eine Methode zur Isolirung lebender Protoplasten“ [2]) beschrieben; er giebt darin auch einen vortrefflichen Weg an, wie man dieselben auf einem Objectträger sammelt und auf demselben lange Zeit zu bequemer Untersuchung lebend erhält.

1) Pringsheim's Jahrb. 1895, Bd. XXVIII, p. 647.
2) Pflanzenphys. Mittheilungen, 3. Stockholm 1892.

Die angeführte Isolirungsmethode ist, wenn in geeigneter Weise ausgeführt, in ihren Resultaten sehr befriedigend und lässt keinen Zweifel an der vollständigen Trennung der Protoplasmastücke; besonders günstig erwies sie sich bei der Untersuchung von Moosprotonema und von Stengel- und Blatthaaren verschiedener Pflanzen. Die Protoplasmaballen dehnten sich bei dieser Behandlung gewöhnlich aus, so dass sie an Umfang die in den Zellen verbliebenen erheblich übertrafen. Dies hat schon in seinem früher erwähnten Werke Klebs angeführt, der das Austreten des Inhalts von *Vaucheria*-Zellen in die plasmolysirende Flüssigkeit bewirkte.

Es ist natürlich unmöglich den Zellinhalt lebender Zellen zu trennen und letztere zugleich in ihrem normalen Zustande erhalten zu wollen, da sie eben nur dann normal sind, wenn der Zellinhalt nicht oder wenigstens nicht auf diese künstliche Weise getrennt ist. Allgemein müssen wachsende Zellen im plasmolysirten Zustande als anormal angesehen werden, ebenso wie solche Zellen, deren Inhalt so getrennt ist, dass ein oder mehrere Protoplasmastücke dem Einfluss des Kerns vollständig entzogen sind. Bei alledem darf jedoch angenommen werden, dass — was für einen Einfluss die Trennung auch auf ein kernfreies Protoplasmastück haben mag — derselbe Einfluss in gleichem Grade auch auf den kernhaltigen Protoplasten ausgeübt wird, so dass das Verhalten der betreffenden zwei Protoplasmamengen einen Vergleich zulässt.

Zellwandungen im Allgemeinen.

Da die Resultate in allen Versuchen in der Hauptsache gleich ausfielen, so ist es unnöthig jede Pflanze besonders zu behandeln. Nur die Untersuchung an Pollenschläuchen soll in einem besonderen Abschnitt wegen der hierbei erzielten besonderen und interessanten Ergebnisse dargelegt werden, obgleich dieselben von dem allgemeinen, an dem übrigen Material erlangten Resultat nicht abweichen.

Bei einfacher Plasmolyse, wobei, wie erwähnt, Verbindungsfäden vorhanden sind, bildeten oft fast alle Theilstücke in einer Zelle, also die kernhaltigen und kernfreien Protoplasmaportionen, Zellhaut. Die dazu erforderliche Zeit variirte erheblich bei demselben Material, sogar bei dem gleichen Präparat, und selbst unter den kernhaltigen und kernfreien Protoplasmaportionen. Nicht selten

fand man neue Zellhäute um die Protoplasmaportionen einer Zelle, während diejenigen der benachbarten Zelle abstarben, ohne die Spur einer Zellwand gebildet zu haben. Die Protoplasmastücke aus verschiedenem Material zeigten eine noch viel grössere Unregelmässigkeit hinsichtlich der zur Zellhautbildung erforderlichen Zeit; in Pollenschläuchen, z. B. in denen von *Hyacinthus* betrug sie zwei Stunden, dagegen sechs Tage in Blattzellen von *Elodea*.

Gewöhnlich bildeten sich die jungen Zellwände zuerst an kernhaltigen Protoplasmamassen, doch war öfters ein Unterschied zwischen kernfreiem und kernhaltigem Protoplasma nicht erkennbar. In einigen Ausnahmefällen bildete sich die Zellhaut zuerst um kernfreie Protoplasmastücke; es starben auch kernhaltende ohne Zellhautbildung ab, während benachbarte kernfreie Stücke Zellwandungen gebildet hatten. Die Wandung wird dabei, wie sich bei erneuter Plasmolyse herausstellte, entweder ringsum ausgebildet oder auch nur als ein Kappenstück formirt. Oft kam es vor, dass die durch erneute Plasmolyse contrahirten Protoplasmamassen von Neuem eine Zellhaut erzeugten und dass auf diese Weise ein System ineinander geschachtelter Häute entstand. Dieser Vorgang konnte an kernhaltigen, wie an kernfreien Portionen beobachtet werden.

Nach diesen Resultaten, erhalten mit Haaren von *Cucurbita*, *Gynura* und *Momordica*, sowie mit Protonema von *Bryum caespititium*, wurden jetzt an ähnlich präparirtem Material die Verbindungen der Plasmafäden durch Druck aufgehoben. Die Präparate kamen dann in die feuchte Kammer und wurden länger daselbst belassen, als zur Bildung von Zellwänden erforderlich ist. Die kürzeste Zeit für Stengel- und Blatthaare war ungefähr 20 Stunden, nur die Protonemazellen erforderten etwas mehr Zeit. Nach Ablauf dieses Zeitraums waren eine Menge Protoplasmastücke, sowohl kernhaltende wie kernfreie, abgestorben, von den überlebenden kernhaltigen aber hatte eine grosse Anzahl junge Zellhäute producirt, während die kernlosen keine Spur von solchen aufwiesen, ausgenommen einige wenige, die jüngeren und kräftigeren Zellen angehörten. Da die Zellhautbildung an diesem kernfreien Protoplasma möglicher Weise einer unvollständigen Trennung der Plasmafäden zuzuschreiben war, wurden an anderen Objecten die Zellen nach der zweiten Methode zerschnitten. Hierbei sind, wie bei den vorangehenden Versuchen, die benachbarten Zellen weder gedrückt noch durchschnitten worden. Als Resultat ergab sich in einigen

wenigen Fällen, dass selbst, wenn die zur Beobachtung ausersehene Zelle rein durchschnitten war, sich an kernfreien Protoplasmaballen derselben junge Zellhäute gebildet hatten.

Einfluss von Zelle zu Zelle.

Für die Zellhautbildung an kernfreiem Protoplasma unter den vorgenannten Bedingungen liessen sich verschiedene Ursachen vermuthen: zunächt eine Zellhautbildung unabhängig vom Kern als eine Nachwirkung des Kerns, zu welchem früher das Protoplasmastück gehört hatte, dann auch die Möglichkeit einer Uebertragung des Einflusses von den Kernen der benachbarten Zellen. Da wir aus neueren Untersuchungen wissen, dass Plasmaverbindungen zwischen den Zellen aller Gewebe und aller Pflanzen[1]) existiren, so wurde versucht zu bestimmen, ob durch jene ein zellhautbildender Einfluss übermittelt wird. Für derartige Versuche waren besonders Zellketten geeignet, z. B. die Stengel- und Blatthaare von *Cucurbita, Gynura, Momordica* und *Gaillardia,* sowie Protonema von *Bryum* und Prothallien einiger *Gymnogramme*-Arten. An sehr zahlreichen Präparaten entzog ich die kernfreien Plasmaportionen dem Einfluss des Kernes dadurch, dass ich den kernhaltigen Protoplast der Nachbarzellen, sowie der Versuchszelle zerstörte. Das Object wurde dann in die feuchte Kammer gebracht und von Zeit zu Zeit untersucht. Viele der so isolirten Protoplasmaportionen starben binnen kurzem, andere lebten lange Zeit fort, starben aber schliesslich ohne Zellhautbildung ab. Eine zweite Reihe von Versuchen betraf sehr lange Zellen z. B. Rhizoiden. Hier zeigte es sich sehr klar, dass, wenn der Einfluss des Kernes einer solchen eliminirt worden war, einige der Protoplasmamassen in der Nähe der Basis hin und wieder Zellhaut gebildet hatten (Fig. 1, Taf. XXI). Wurde dagegen der Kern zerstört und unterbrach man zugleich die Verbindungsfäden der Rhizoidenzelle mit den Zellen des basalen Gewebes, so unterblieb die Zellhautbildung in allen untersuchten Fällen.

---

1) Zur Literatur über diesen Gegenstand vergl. Kienitz-Gerloff, „Die Protoplasmaverbindungen zwischen benachbarten Gewebeelementen in den Pflanzen". Botan. Zeitung 1891, p. 1 und die Literaturübersicht, p. 68—72 daselbst. — Ferner die Literaturangaben bei Arthur Meyer, Die Plasmaverbindungen und die Membranen von *Volvox globator, aureus* und *tertius* mit Rücksicht auf die thierischen Zellen. Botan. Zeitung, I. Abth., XI. u. XII. Heft, 1896.

In der dritten Versuchsreihe kamen freie Protoplaste zur Beobachtung. Es waren die Protonemafäden von Moosen hierzu besonders geeignet; aber auch Prothallien von Farnen, sowie Stengel- und Blatthaare höherer Pflanzen gaben gute Resultate. Die Zellen wurden gleich nach der Plasmolyse zerschnitten, so dass denselben eine grosse Anzahl Plasmaballen entgleiten konnten. Viele der kernhaltigen Stücke lebten mehrere Tage und selbst Wochen und bildeten in einzelnen Fällen sogar deutliche Zellwände, während alle kernfreien Portionen früher oder später abstarben, ohne eine Spur von Zellhautbildung zu zeigen (Fig. 12, Taf. XXI). Die jungen Zellhäute wurden in diesem Falle, so weit das zu ermitteln war, von den herausgeschlüpften Plasmastücken etwa in derselben Zeit gebildet, wie die Zellhäute an den in der Zelle eingeschlossenen Protoplasmamassen. Immerhin gaben die Versuche Anlass zu folgenden zwei Bedenken: 1. Das Plasmastück konnte vielleicht noch genügend lange in der Zelle geblieben sein, um die Bildung einer neuen Zellhaut um dasselbe zu ermöglichen, so dass nach dem Ausschlüpfen, obgleich es kernfrei war, als freies Plasmastück mit gebildeter Zellhaut erschien, oder 2. das kernfreie Stück konnte aus der Zelle austreten und isolirt erscheinen, obgleich in Wirklichkeit noch eine Verbindung durch Plasmafäden mit dem kernhaltigen Protoplasma der präparirten Zelle bestand; nach der Bildung einer Zellhaut konnten dann die Plasmafäden verschwinden und so ein ganz isolirtes kernfreies Stück mit Zellhaut zurücklassen.

Wenn die aus den Zellen ausgetretenen Plasmamassen ~~auf~~ auf einen nach Klercker's Anweisung eingerichteten Objectträger gebracht wurden, oder dieselben auf andere Weise vollständig und zweifellos isolirt worden waren, so zeigten die kernlosen Partien keine Spur einer Zellhautbildung. Da sich nach dem Gesagten feststellen lässt, dass kernfreie Stücke, verbunden mit kernhaltigen von Nachbarzellen, sonst aber unabhängig von jedem anderen Kern, im Stande sind Zellwände zu bilden, da ferner ilosirte kernfreie Portionen nicht fähig sind, solche zu produciren, so ergiebt sich als Folgerung, dass ein Einfluss vorhanden ist, der von Zelle zu Zelle übermittelt wird, um in einer kernfreien Protoplasmamasse eine Zellhautbildung zu ermöglichen (Fig. 2, Taf. XX).

Einen ferneren Beweis einer solchen Uebermittelung von den Nachbarzellen aus lieferten die Siebröhren von *Bryonia* und *Cucurbita*. Es war etwas schwierig, den Inhalt der Siebröhren

in zufriedenstellender Weise zu plasmolysiren; liess man jedoch die Zweige welken oder legte sie zuvor auf kurze Zeit in eine schwache Zuckerlösung, so ergaben Längsschnitte in einer 10—15proc. Zuckerlösung ganz befriedigende Resultate; solche Präparate wurden 2—4 Tage lang in einer feuchten Kammer gehalten, dann mit einer 20proc. Rohrzuckerlösung, welcher 0,04% Congoroth zugesetzt war, bis zur Plasmolyse behandelt und schliesslich der Einwirkung einer geringen Menge Picrocarmin unterzogen. Obgleich der Inhalt der Siebröhren nicht so leicht plasmolysirte wie der der benachbarten Parenchymzellen, so konnten doch in einzelnen Fällen die jungen Zellwände unterschieden werden, die sich sowohl an dem plasmatischen Inhalt der Siebröhren wie an dem Protoplasma gebildet hatten, welches ausgetreten jedoch mit jenem in Verbindung geblieben war. In allen Fällen aber, wo der Inhalt der Siebröhren bald nach seinem Austritt ganz isolirt war, konnten junge Zellhäute nicht beobachtet werden. Danach besteht innerhalb der Siebröhren ein Einfluss, der die Zellhautbildung ermöglicht, oder es wird derselbe von Nachbarzellen aus übermittelt.

Zacharias zeigte in seiner Abhandlung „Ueber das Verhalten des Zellkerns in wachsenden Zellen"[1]), dass diejenigen Siebröhren, welche Siebplatten mit offenen Perforationen führen, zweifellos keine Zellkerne enthalten. Da die zu den obigen Versuchen benutzten Siebröhren perforirte Platten besassen und daher aller Wahrscheinlichkeit nach Kerne nicht enthielten, da ferner der Inhalt dieser Röhren nicht im Stande war, Zellhaut zu bilden, sofern er nicht mit benachbarten kernhaltigen Zellen in Verbindung stand, so muss auf einen Einfluss geschlossen werden, der von den Nachbarzellen aus auf dem Inhalte der Siebröhren sich erstreckte.

Ein weiterer Beweis für die Fähigkeit des Kernes, einen Einfluss durch die Zellwand auszuüben, kann auch aus der Thatsache entnommen werden, dass kernfreie Plasmamassen, welche Zellwände besitzen und mit kernhaltigen noch in Verbindung stehen, eine zweite Zellwand innerhalb der ersten zu bilden vermögen (Fig. 8, Taf. XXI). Nach diesem Beweise, dass ein Einfluss, der die Zellhautbildung ermöglicht, von Zelle zu Zelle übermittelt wird, bleibt noch übrig zu zeigen, ob die Plasmafäden nothwendiger Weise die Träger dieses Einflusses sind.

1) Flora, Ergänzungsband, 1895, p. 247.

Einfluss in die Ferne.

Wenn eine kernhaltige und eine kernfreie Plasmamasse durch die Zellwand getrennt ist, so bildet sich auch um die kernfreie Masse Zellhaut. Jedoch bedarf es zu solchem Erfolge des Zusammenhangs beider Partien durch die die Zellwand durchsetzenden Verbindungsfäden. Ohne diese kann das kernhaltige Stück keinen solchen Einfluss auf das kernfreie ausüben, mag dieses immerhin direct mit dem kernhaltigen Plasma in Contact treten. Es ergiebt sich dies aus folgenden Versuchen:

Zerschnitt man lange Zellen, z. B. Pollenschläuche, in der Weise, dass nur einzelne Stücke kernfreie Protoplasmaportionen enthielten, so trat bei diesen Zellhaut nicht auf, wenn ein inniger Contact mit intacten kernführenden Pollenschläuchen hergestellt wurde.

Bei weiteren Versuchen zur Lösung der Frage wurden kernhaltige und kernfreie Portionen aus den Zellen isolirt und nach Klercker's Anweisung auf einem Objectträger gesammelt. Dabei passirte es zuweilen, dass diese Plasmastücke miteinander in directe Berührung kamen und ohne zu verschmelzen in Contact blieben (Fig. 12, Taf. XXI). In solchen Fällen bildeten die kernhaltigen Partien eine Zellhaut, während an den kernlosen niemals eine solche zu finden war, obgleich sie sich mehrere Tage lebend erhielten.

Ein analoges Resultat wurde erhalten, wenn innerhalb eines Zellhautgehäuses ein Contact der separirten Plasmastücke hergestellt worden war. Wenn man nämlich nach der Plasmolyse die verbindenden Plasmafäden zerstört und nunmehr durch allmählichen Uebergang zu verdünnter Zuckerlösung ein Aneinanderpressen der Plasmaballen bewirkt, so tritt gewöhnlich keine Verschmelzung ein, offenbar weil durch die zerstörten Plasmapartien eine sehr dünne Zwischenlage gebildet wird. In diesem Falle bildet sich allerdings zwischen den beiden Partien eine trennende Wand, doch lässt deren Gestaltung darauf schliessen, dass sie nur dem kernhaltigen Ballen ihre Entstehung verdankt. Es wird dies zur Gewissheit, wenn sich dem kernfreien Stücke auf der anderen Seite ein anderes separirtes kernfreies Stück anschliesst, denn es kommt zwischen diesen letzteren dann keine Wandung zu Stande (Fig. 8, 9, Taf. XX).

Unmittelbar nach der Plasmolyse vereinigen sich die separirten Plasmaportionen wiederum zum Ganzen, wenn die Plasmolyse vorsichtig aufgehoben wird. Hat man indess die Plasmolyse einige Zeit erhalten, dann tritt diese Verschmelzung nicht mehr ein, weil offenbar die Hautschicht Veränderungen erfahren hat. In diesem Fall wird indess wie üblich zwischen den in Contact bleibenden Partien eine Wandung formirt, und es lässt auch die Wandgestaltung, da wo eine Plasmaverbindung erhalten blieb, darauf schliessen, dass beide Portionen bildungsfähig waren.

Pollenschläuche im Allgemeinen.

Wenn Pollenkörner auf eine Gelatine-Zuckermischung oder auf eine passende Zuckerlösung ausgesäet werden, so bleibt der sich ausbildende Schlauch öfters eine Woche oder noch länger lebend. Der generative Kern nähert sich gewöhnlich dem freien Ende des Schlauches (Fig. 7, 8, 16, 17, Taf. XXI), während der vegetative öfters im Pollenkern zurückbleibt (Fig. 4, 6, 7, 9, Taf. XXI). Die Kerne sind gewöhnlich leicht zu erkennen und können jedenfalls mit Hilfe von Methylgrün-Essigsäure oder Picrocarmin leicht controlirt werden.

Die Versuche, welche zur Untersuchung der Zellhautbildung bei Pollenschläuchen angestellt wurden, lassen sich in folgende Gruppen theilen:

1. Die Pollenschläuche können spontan platzen und einen Theil ihres Inhalts austreten lassen (Fig. 7, Taf. XXI).

2. Der Inhalt der Schläuche kann sich spontan contrahiren und so kernfreie und kernhaltige Portionen bilden (Fig. 6, Taf. XXI).

3. Die Pollenschläuche können auf künstliche Weise zum Platzen gebracht werden und einen Theil ihres Inhalts austreten lassen (Fig. 5, Taf. XXI).

4. Der Inhalt der Schläuche kann auf künstliche Weise contrahirt werden und sich in mehrere Plasmastücke theilen (Fig. 14, 15, 16, Taf. XXI).

Palla benutzte zu seinen Untersuchungen mit Pollenschläuchen keine plasmolysirende Flüssigkeit, so dass mit Ausnahme der wenigen Fälle, wo das Platzen der Schläuche auf künstliche Weise hervorgerufen wurde, seine Versuche unter die Kategorien 1 und 2 fallen. Mit Bezug auf die erste Kategorie bemerkte Palla, dass diejenigen

Massen, welche sich ausserhalb des Schlauches befanden, Zellhäute gebildet hatten, gleichviel ob sie einen Kern enthielten oder nicht, und dass die innerhalb des Schlauches verbliebenen Plasmaballen sich gleichfalls mit einer Zellhaut umkleideten, selbst wenn beide Kerne dem Schlauche entschlüpft waren. Aehnliche Resultate erhielt er bei künstlich erzeugtem Platzen der Schläuche.

Mit Bezug auf die zweite obige Kategorie beobachtete Palla, dass die kernfreien Partien, welche sich von den kernhaltigen getrennt hatten, häufig eine oder mehrere Zellhäute gebildet hatten.

Zacharias[1]) führt in der bereits erwähnten Arbeit an, dass Acqua in seiner Schrift „Contribuzione alla conoscenza della cellula vegetale“[2]) Pollenschläuche beschreibt, deren Protoplaste, aus dem Schlauche getreten, eine Zellhaut gebildet hatten; aber Acqua war in keinem der Fälle sicher, ob die kernfreien Portionen dabei mit den kernhaltigen durch Plasmafäden verbunden geblieben waren.

Zu den folgenden Versuchen wurden mehrfach Pollenkörner derjenigen Pflanzenarten benutzt, welche Palla verwendet hat.

1. Spontanes Platzen der Schläuche. Die Pollenschläuche, welche in Zuckerlösung wuchsen, platzten weit häufiger als die in der Gelatine-Zuckermischung gezogenen. Manchmal platzten die Schläuche innerhalb weniger Minuten nach Beginn des Auswachsens; häufiger jedoch erst nach mehreren Stunden. Das Platzen konnte zumeist aufgehalten oder verhindert werden, wenn eine contentrirtere Zuckerlösung zur Verwendung kam. Drei Fälle sind beim Austreten der Protoplaste zu beobachten:

a) Beide Kerne bleiben im Schlauch (Fig. 7, Taf. XXI);
b) nur einer tritt aus (Fig. 6, Taf. XXI);
c) beide treten aus und nur kernfreie Protoplasmamassen verbleiben im Schlauch (Fig. 5, Taf. XXI).

In allen diesen Fällen zeigte es sich, dass einerseits zwischen den innerhalb und ausserhalb befindlichen Massen plasmatische Verbindungen bestanden, und andererseits, dass sowohl die innerhalb des Schlauches befindlichen als auch die ausgetretenen wieder unter sich verbunden waren. Diese Verbindungen bestanden lange

1) Flora, Eingangsband, 1895, p. 245.
2) *Malpighia*, Vol. V, 1891.

genug, um eine Zellhautbildung zu gestatten, vorausgesetzt dass sie nicht durch äussere Einflüsse zerstört wurden. Blieben beide Kerne innerhalb des Schlauches, so bildeten die ausserhalb liegenden Plasmastücke in vielen Fällen eine Zellhaut (Fig. 7, Taf. XXI).

Häufig war eine Zellhaut jedoch schon innerhalb des Schlauches gebildet, so dass Protoplasmapartien bereits mit fertiger Zellwand austraten. Waren beide Kerne ausgetreten, so zeigten sich die innerhalb des Schlauches verbliebenen Protoplasmamassen ebenfalls mit Zellhaut umkleidet, die entweder, wie soeben erwähnt, bereits vor dem Platzen des Schlauches gebildet worden war, oder aber, es fand die Hautbildung erst nach diesem Vorgang statt. Hatten die kernfreien Protoplasmapartien vor dem Platzen keine Haut producirt und waren sie späterhin nach Platzen des Schlauches mit den kernhaltigen Stücken nicht in Verbindung, so unterblieb die Zellhautbildung.

2. Spontanes Contrahiren. In Pollenschläuchen, welche in einer stärkeren Zuckerlösung (10—25%) oder in der Gelatine-Zuckermischung wuchsen, contrahirte sich der Inhalt oft nach einiger Zeit, so dass ein Schlauch dann 2—20 Protoplasmaportionen enthielt. Alle diese blieben in plasmatischer Verbindung unter einander, und es bildeten sich um einige oder um alle Zellwände (Fig. 6, Taf. XXI). Hier wie in anderen Fällen entstanden dieselben zuerst an den kernhaltigen Massen und erst später successive an den übrigen (Fig. 14, Taf. XXI). Nur in wenigen Fällen waren sie von den kernfreien zuerst gebildet worden (Fig. 14, Taf. XXI).

3. Künstliches Platzen. Zu diesen Versuchen musste zunächst die Zeit bestimmt werden, welche bis zum spontanen Platzen der Schläuche verfliesst. Dies hing von der Art der verwendeten Pollenkörner sowie von der Concentration der Zuckerlösung ab. Etwa eine Stunde, bevor das spontane Platzen der Schläuche zu erwarten war, wurde das Präparat mit einer schwachen Zuckerlösung oder mit destillirtem Wasser behandelt. Die Schläuche platzten danach fast sofort und entliessen einen Theil ihres Inhalts, der im übrigen dieselben Modificationen hinsichtlich des Verbleibens der Kerne darbot, wie in den spontan geplatzten Schläuchen.

Bei dieser Art der Behandlung war es möglich, die innerhalb wie ausserhalb des Schlauches befindlichen Plasmamassen zu be-

obachten, ehe sich an irgend einer derselben eine Zellhaut gebildet hatte. In Folge der starken Spannung, welche die Schläuche zum Platzen brachte, wurde deren Inhalt nicht selten weit vom Schlauche fortgeschleudert; dennoch blieben diese Portionen oft, wenigstens für einige Zeit, in plasmatischer Verbindung mit den im Schlauche verbliebenen Theilen. Es gingen aber unter diesen Umständen die meisten Plasmaballen zu Grunde, selbst wenn eine Verbindung erhalten war.

Waren zugleich die Kerne mit ausgetreten, so gelang es zuweilen, sobald hierauf das Präparat geschüttelt wurde, die Kerne aus dem Cytoplasma zu isoliren (*Scilla sibirica*), doch erhielten sich dann weder die Kerne noch das Cytoplasma am Leben. Unterblieb nach dem Austritt der Kerne das Schütteln, so bildeten sich innerhalb des Schlauches nur dann Zellhäute, wenn durch die Verbindungsfäden eine Continuität mit den kernhaltigen Partien erhalten war (Fig. 5, Taf. XXI).

4. Künstliche Contraction. Wurden die Pollenschläuche in einer Rohrzuckerlösung gezogen und mit einer stärkeren Zuckerlösung plasmolysirt, so theilte sich der Inhalt in 2—20 Theile, die in plasmatischer Verbindung blieben und auch Zellwände producirten, nur nicht so schnell wie bei der spontanen Contraction. Zur Erzielung einer absoluten Trennung wurden die auf Zucker-Gelatine erwachsenen Pollenschläuche in geeigneter Weise nach der Plasmolyse zerschnitten.

Um Irrthümer zu vermeiden, war es nöthig, vorher die Zeit zu bestimmen, welche der Schlauchinhalt zu einer spontanen Separirung braucht, und ebenso die Zeit, welche zwischen der plasmolytischen Trennung und der Zellhautbildung verfliesst. In den Pollenschläuchen von *Hyacinthus* z. B. trat die spontane Theilung nach sechs Stunden ein, wenn dieselben auf einer Gelatine-Zuckermischung gezüchtet wurden. Der Schlauchinhalt wurde deshalb 4—5 Stunden nach dem Wachsthumsanfang plasmolysirt, worauf dann eine Zellhautbildung zwei Stunden nach der Plasmolyse begann. Die Schläuche mussten daher innerhalb zwei Stunden nach der Plasmolyse zerschnitten werden, um sicher zu gehen, dass an den kernfreien Protoplasmamassen vor der totalen Trennung eine Zellhautbildung nicht beginnen konnte.

Wenn die Schläuche so zerschnitten wurden, dass man kernfreie Plasmapartien erhielt (dieselben lebten mehrere Stunden bis

zu mehreren Tagen, also viel länger als die Zellhautbildung erfordert), so konnte an diesen in keinem Falle eine Hautbildung constatirt werden. Die Protoplaste, welche allein mit dem generativen Kern verbunden waren, bildeten ebenso leicht und deutlich eine Zellhaut wie diejenigen, welche nur mit dem vegetativen Kern in Verbindung standen (Fig. 9 u. 10, Taf. XXI).

Pollenschläuche unter speciellen Verhältnissen.

Lichteinfluss. Da die gleichen Resultate im Dunkeln wie im Lichte erhalten wurden, so übt Beleuchtung keinen besonderen Einfluss aus.

Temperatur. Die Versuche wurden im Allgemeinen bei einer Durchschnittstemperatur von 17° C. angestellt. Mit den Pollenkörnern von *Hyacinthus* sind indess auch Experimente bei 24°, 30° und 35° C. ausgeführt worden.

Nach dem Beginn des Keimens und der Schnelligkeit des Wachsthums zu urtheilen, scheint die Entwickelung bei 24° C. ein wenig schneller zu verlaufen als bei 17° C., während sie bei 30° C. und noch mehr bei 35° C. retardirt ist. Uebrigens konnte in Bezug auf die Hautbildung der kernhaltigen und kernfreien Stücke bei allen Temperaturen die gleichen Erfolge beobachtet werden.

Salpetersaures Kali. Bei einer Anzahl Versuche mit Pollenschläuchen wurde der Gelatine-Zuckermischung ein kleines Quantum Salpeter zugesetzt; als Resultat ergab sich, dass bei 2 % Zusatz die Körner gar kein Wachsthum zeigten. Bei 1 % Salpeter entwickelten sich einige wenige in geringem Maasse, andere platzten, bei den meisten unterblieb aber jede Entwickelung. Bei $^1/_2$ % entwickelte fast die Hälfte der Körner kurze Schläuche, die sich in einigen Fällen derartig verlängerten, dass der Inhalt sich theilte und an den Theilstücken Zellhäute innerhalb 24 Stunden gebildet wurden. Bei $^1/_4$ % producirte die Hälfte der Körner Schläuche, die im Durchschnitt 0,1 mm Länge hatten; ihr Inhalt theilte sich und es bildeten sich in gleicher Weise innerhalb sechs Stunden Zellwände (Pollen von *Hyacinthus*). Wurde ein noch geringerer Zusatz von Salpeter benutzt, so war der Einfluss auf das Wachsthum der Schläuche ein minder deutlicher, und ein Zeitunterschied in der Bildung der Zellwand gegenüber normalen Verhältnissen wurde nicht bemerkt.

Während also eine geringe Menge Salpeter, die $^1/_4\,^0/_0$ nicht überschreitet, einen mehr oder weniger grossen Einfluss auf das Wachsthum der Pollenschläuche ausübt, scheint dieser Zusatz die Zellhautbildung nicht zu beeinflussen. Wurden Protoplasmaportionen durch Zerschneiden der Schläuche isolirt, so bildeten die kernfreien keine Zellhaut. Bei diesen wie bei den früheren Versuchen wurden auch Pollen anderer Pflanzen mit ähnlichem Resultat benutzt.

Aether. Der Einfluss desselben liess sich auf folgende Weise untersuchen: Die Objectträger, wie gewöhnlich mit der Gelatine-Zuckermischung beschickt, wnrden mit Pollenkörnern bestreut und in feuchte Kammern von etwa zwei Liter Rauminhalt gestellt. In jeder derselben befand sich ein kleines Gefäss, das 100 ccm Wasser enthielt, dem ein kleines jedoch bestimmtes Quantum Aether zugesetzt war, so dass die Präparate dauernd eine ungesättigte Aether-Atmosphäre umgab. Wurden den 100 ccm Wasser weniger als 2 ccm Aether zugesetzt, so wuchsen die Pollenschläuche normal, blieben mehrere Tage lebend und producirten Zellwände in der normalen Zeit. In dieser Atmosphäre erzielte man an plasmolysirten und zerschnittenen Schläuchen dieselben Resultate, wie sie bei den Versuchen in gewöhnlicher Luft vorher constatirt worden sind. Bei 3 ccm Aether auf 100 ccm Wasser schien das Wachsthum der Schläuche sowie die Zellhautbildung gehemmt zu werden, und wenn der Aetherzusatz auf 4 ccm erhöht wurde, so kamen nur wenige Pollenkörner zum Keimen. In allen Fällen, wo die Pollenschläuche sich entwickelten, erschienen früher oder später auch Pilze, während der Aetherzusatz, welcher das Pilzwachsthum verhinderte, auch die Entwickelung der Pollenschläuche unterdrückte. Auch unter diesen Versuchsbedingungen wird also Zellhaut, wenn überhaupt, nur unter Mitwirkung des Kernes gebildet.

Grösse der Protoplasmaballen.

Durch Untersuchungen von Schmitz, Klebs etc. ist bereits bekannt, dass selbst sehr kleine kernhaltige Protoplasmastücke noch Zellhaut formiren. Ebenso sind bei lebender Verbindung durch Fäden auch sehr kleine Cytoplasmapartien zur Hautbildung befähigt (Fig. 16, Taf. XXI), wie solche sich sogar um dünne Verbindungsfäden einstellt. Unter solchen Umständen scheinen auch die kleineren Theilstücke so schnell Zellhaut zu bilden wie die grösseren.

Da aber auf dem Vorgang so verschiedene Momente influiren, so kann es nicht Wunder nehmen, dass zuweilen eine zwischenliegende Plasmapartie längere Zeit sich hautfrei erhält.

Entfernung, auf welche der Kern wirkt.

Bis auf welche Entfernung der Einfluss des Kerns durch die plasmatischen Verbindungsfäden zur Geltung kommt, dürfte nicht so leicht in exacter Weise zu ermitteln sein. Um aber wenigstens eine Vorstellung davon zu gewinnen, wurden einige Versuche mit langen Zellen, mit Pollenschläuchen und Rhizoiden angestellt. Ob freilich die Kerne auf noch weitere Entfernung einen Einfluss ausüben können, muss dahingestellt bleiben. Bei den Pollenschläuchen war es nöthig, einen ihrer Kerne zu entfernen, da es sonst ungewiss blieb, ob der eine auf mehr als die Hälfte des Abstandes beider Kerne wirkte. Gewöhnlich wurde der im Pollenkern verbliebene Kern entfernt, indem der Schlauch dicht an jenem abgeschnitten wurde, und zwar ehe eine Bildung von Zellhaut an irgend einem der Plasmastücke stattgefunden hatte. Die Untersuchung ergab dann, dass sich gewöhnlich an allen Portionen Zellhaut gebildet hatte. Bei Rhizoiden wurde der Einfluss der Nachbarzelle eliminirt, indem eine Zelle durch Zerschneiden der Nachbarzellen isolirt wurde. Häufig lag dann in dieser isolirten Zelle der Kern an einem Ende derselben, und der Einfluss dieses einzigen Kernes konnte bis zu dem anderen Ende durch die Verbindungsfäden und Plasmaportionen zur Geltung kommen. Die folgende Zusammenstellung giebt das Resultat solcher Versuche.

Name der Pflanze	Benutzter Pflanzentheil	Gesammtlänge der Zelle	Entfernung vom Kern bis zur entferntesten Plasmapartie mit Zellhaut	Von dieser Entfernung fällt auf die Plasmafäden
Hyacinthus orientalis	Pollenschläuche	2,90 mm	2,77 mm	1,75 mm
Narcissus poëticus	Pollenschläuche	3,65 mm	3,13 mm	2,30 mm
Hippeastrum pardinum	Pollenschläuche	3,22 mm	2,72 mm	1,82 mm
Marchantia polymorpha	Rhizoiden	4,30 mm	3,70 mm	1,90 mm

Diese Resultate geben nicht die Grenze an, bis zu welcher Kerne zu wirken vermögen, sondern lediglich die grösste Entfernung, welche bei meinen Versuchen in Betracht kam.

Die Versuche mit längeren Pollenschläuchen stossen aus verschiedenen Gründen auf Schwierigkeiten, sie sind deshalb nicht fortgesetzt worden.

Nachwirkung.

Palla erwähnt am Schlusse seiner Abhandlung die Möglichkeit einer Nachwirkung von Seiten des Kerns als die Ursache der Zellhautbildung an kernfreiem Protoplasma. Diese Frage war also zu beantworten, ehe ein Schluss gezogen werden konnte, ob ein directer Einfluss von Kern erforderlich sei, damit ein kernfreies Stück nach seiner Trennung von kernhaltigem Plasma eine Zellhaut bilde.

Aus den bisherigen Untersuchungen geht zur Evidenz hervor, dass von einer Nachwirkung nur dann die Rede sein könnte, wenn die Trennung der Partien unmittelbar vor Beginn der Zellhautbildung ausgeführt wird. Der Umstand, dass die Plasmastücke desselben Materials nicht zu gleicher Zeit Zellhäute bilden und die Unmöglichkeit genau den Moment zu ermitteln, wann eine Zellhautbildung beginnt, machen es schwierig, nachzuweisen, ob eine solche Nachwirkung existirt oder nicht. Trotzdem sind folgende Versuche in dieser Richtung angestellt worden.

Nachdem an verschiedenem Material das Minimum der Zeit bis zur beginnenden Zellhautbildung constatirt war, wurden die in geschilderter Weise hergestellten Präparate etwa 30 Minuten oder kürzere Zeit vor beginnender Zellhautbildung der feuchten Kammer entnommen, die verbindenden Fäden hierauf zerstört und die so isolirten Portionen von Zeit zu Zeit untersucht. In keinem Falle konnte unter diesen Umständen an den kernfreien Plasmaportionen eine Hautbildung entdeckt werden.

Plasmafäden.

Die Grösse der Protoplasmafäden, welche die Plasmamassen nach der Plasmolyse miteinander verbinden, ist in den verschiedenen Zellen verschieden. An starken Fäden, wie in Fig. 5, Taf. XX, ist leicht ein innerer körnerführender Theil von dem äusseren Hyaloplasma zu unterscheiden. Die meisten der stärkeren Fäden werden vielfach in ihrem Verlauf dünner und scheinen schliesslich nur aus Hyaloplasma zu bestehen, wie es bei denjenigen Fäden

gewöhnlich der Fall ist, die nach der Plasmolyse die Plasmamassen mit der Zellwand, von der diese sich zurückgezogen haben, verbinden. Die Plasmafäden, welche die lebendige Continuität zwischen den Protoplasten benachbarter Zellen herstellen, sind offenbar nicht wesentlich von den Plasmafäden verschieden, die sich zwischen der Zellwand und den Plasmaballen ausspannen.

Versuche zeigen, dass der zur Zellwandbildung nothwendige Einfluss vom Kern nach den kernfreien Plasmapartien übermittelt wird, vorausgesetzt, dass die lebendige Continuität nicht unterbrochen ist. Der fragliche Reiz wird auch dann übertragen, wenn die Plasmafäden sehr zart und fein sind und mehrere mm an Länge betragen.

Ist der Zellinhalt durch Plasmolyse in mehrere Stücke zerfallen, so findet sich der Kern zuweilen in einem grossen, manchmal auch in einer kleinen Plasmaportion. In allen diesen Fällen wird jedoch stets der Zellwand bildende Einfluss ausgeübt, selbst wenn der Kern nur von einer sehr geringen Quantität von Cytoplasma umgeben ist. In einzelnen Fällen wurde beobachtet, dass der Kern durch die plasmolytische Separation zerschnitten und auf zwei Plasmapartien vertheilt war (Fig. 13, Taf. XX). In diesen Fällen ging der hautbildende Einfluss nicht verloren; allerdings war dabei die Continuität durch Verbindungsfäden nicht aufgehoben worden.

Zellwände. Sind einige Stunden nach der Plasmolyse die verbindenden Plasmafäden von ansehnlicher Dicke, so kommt es zuweilen vor, und besonders in Zellen des Stengels und von Blatthaaren, dass sie Zellhäute in ähnlicher Weise bilden wie die Plasmaballen. Auch um sehr feine Plasmafäden scheint sich meistens Haut zu bilden. Es spricht dafür der Umstand, dass solche Fäden nach einer bestimmten Zeit durch Behandeln mit Kalilauge meistens nicht zerstört wurden, sondern erhalten blieben. In manchen Fällen liess sich mittelst Congoroth und Chlorzinkjod die Zellhaut direct nachweisen.

Bildung concentrischer Zellwände. Hatte sich eine Zellhaut um die Protoplaste und Verbindungsfäden gebildet und wurde eine stärkere plasmolysirende Flüssigkeit hinzugefügt, so dass das Protoplasma sich von der jungen Zellhaut zurückzog, so zeigte sich ein dünner Plasmafaden, der sich von dem contrahirten Plasmaballen nach dessen Wandung erstreckte und dort endigte, wo das Ende des ursprünglichen Fadens an ihr ansetzte (Fig. 8, Taf. XXI).

Es war also die lebendige Continuität erhalten und deshalb konnte der Einfluss des kernhaltigen Stückes zu dem aufs Neue contrahirten kernfreien übermittelt werden und den letzteren in Stand setzen, eine concentrische Zellwand zu bilden. In den Pollenschläuchen von *Hyacinthus* und anderen Pflanzen erfolgte die Contraction des Inhalts oft spontan, so dass nicht so selten mehrere concentrische Zellwände ein und denselben kernfreien Plasmaballen umgaben (Fig. 8, Taf. XXI).

Lebensdauer.

Werden die Protoplaste, wie mehrfach ausgeführt wurde, in mehrere Stücke getrennt, so zeigt sich, dass die Lebensdauer der einzelnen Plasmamassen, je nach der Pflanze und den Bedingungen, verschieden ist. Viele der Stücke scheinen bei der Plasmolyse sehr zu leiden, so dass sie oft schnell absterben, sobald sie in die plasmolysirende Flüssigkeit gelangen (Zellen des Stengels und der Blatthaare). In anderen Fällen sind die Plasmamassen längere Zeit lebendig. So wurde an Blattzellen von *Elodea* constatirt, dass eine acht Wochen dauernde Einwirkung der plasmolysirenden Flüssigkeit nicht genügte, um das Plasma zu tödten. Ein merkbarer Unterschied in der Lebensdauer der Plasmamassen zeigte sich auch in den verschiedenen Zellen einer Pflanze und sogar an den einzelnen Plasmastücken einer und derselben Zelle. Im Allgemeinen sterben zuerst diejenigen Plasmamassen ab, die nicht mehr unter dem Einfluss der Zellkerne stehen. In zweiter Linie kommen dann solche in Frage, die noch mit kernhaltigen Plasmaportionen lebendige Verbindung unterhalten. Grössere Lebensdauer haben separirte kernhaltige Theile, die in dieser Hinsicht wieder von kernhaltigen Plasmamassen übertroffen werden, von denen nicht einzelne Stücke abgetrennt worden waren.

Es scheint demnach, worauf schon Demoor[1]), Hofer[2]), besonders Korschelt[3]) u. A. hingewiesen haben, das Leben der Zelle bis zu gewissem Grade von einer Wechselbeziehung zwischen Kern und Cytoplasma abzuhängen.

Aeussere Factoren spielen ebenfalls eine wichtige Rolle be-

1) Contributions à l'étude de la physiologie de la cellule, 1894.
2) Einfluss des Kerns auf das Protoplasma, § 65.
3) Korschelt, a. a. O.

züglich der Lebensdauer von Plasmamassen. Bei der Plasmolyse mittelst Salpeterlösung bleibt der Protoplast nicht so lange lebensfähig als bei der Behandlung mit Zuckerlösung, ferner tödtet concentrirte Zuckerlösung rascher als eine verdünntere. Es ist jedenfalls unmöglich, genau festzustellen, wie weit dieser oder jener äusserer Factor die Wechselbeziehung zwischen Korn und Cytoplasma beeinflusst.

Hautbildung.

Aus den vorgeführten Untersuchungen geht hervor, dass die Zellhautbildung aus dem Zusammenwirken von Kern und Cytoplasma resultirt. In keinem Falle konnte Zellhautbildung an Cytoplasma nachgewiesen werden, das dem Einfluss des Zellkerns entzogen war. Dies ist jedoch nur ein Erfahrungssatz für das untersuchte Material und in Bezug auf die bei der Untersuchung berücksichtigten Bedingungen. Unmöglich ist es ja nicht, dass Zellen existiren, in denen unter gewissen Bedingungen das Cytoplasma auch ohne Kern Zellhaut formirt.

Zunächst ist zu constatiren, dass eine Störung des erwähnten Zusammenwirkens von Kern und Cytoplasma die Hautbildung verhindert, ohne dass die näheren Ursachen in dieser Hinsicht erkennbar wären. Hierbei ist zu beachten, da ja Kern und Cytoplasma zusammen erst einen Protoplast constituiren, dass dem Kern nicht allein die Zellhautbildung zuzuschreiben ist, sondern beiden Componenten zugleich.

Allgemein findet die Hautbildung in einiger Entfernung vom Kern statt, sofern hier Plasmaverbindungen vermittelnd wirken, [redacted]

freien Cytoplasmamassen durch verbindende Plasmafäden übermittelt werden, und es bedarf erst der Zerstörung dieser, um Hautbildung an kernfreien Plasmaportionen zu sistiren.

Der in Frage kommende Einfluss kann auch von Zelle zu Zelle durch die die Zellwand durchsetzenden Plasmaverbindungen übermittelt werden.

Vor Allem bedarf es lebendiger Continuität für Uebertragung des zellhautbildenden Einflusses. Einfacher Contact ohne dieselbe regt ein kernfreies Cytoplasma nicht zur Hautbildung an. Mit der Unterbrechung der Continuität hört die Fähigkeit zur Hautbildung auf.

Um die Plasmafäden bildet sich ebenfalls Zellhaut, ähnlich wie um Plasmaballen, und nach diesem Vorgang unterhalten sie weiterhin die lebendige Continuität und veranlassen auf diese Weise auch ferner Hautbildung in kernfreien Stücken. Es wurde die Uebermittelung des hautbildenden Reizes durch Plasmafäden auf die Distanz von einigen Millimetern nachgewiesen, doch ist wohl auch auf noch weitere Entfernungen eine bestimmte Wirkung zu erwarten.

In Pollenschläuchen sind sowohl der generative als der vegetative Kern in gleicher Weise für Hautbildung befähigt.

Leipzig, Juli 1896.

Botanisches Institut.

Figuren-Erklärung.

Die Zeichnungen wurden sämmtlich mit der Camera, direct nach lebendem Material, ausgeführt; die Objecte sind in 240 facher Linearvergrösserung dargestellt, mit Ausnahme von Fig. 12 der Tafel XXI, welche in 480 facher Vergrösserung reproducirt ist.

Tafel XX.

Fig. 1. *Elodea canadensis.* Zellen vom Blattrande, acht Wochen in 20 proc. Rohrzuckerlösung; Verbindungsfäden noch vorhanden; Zellhautbildung an kernhaltigen wie an kernfreien Protoplasmamassen.

Fig. 2—5. *Cucurbita Pepo.*

Fig. 2. Zellen von Blatthaaren, 48 Stunden in 20 proc. Rohrzuckerlösung; Verbindungsfäden durch Druck zerstört; das kernfreie Protoplasma ist mit dem kernhaltigen der Nachbarzelle verbunden.

Fig. 3. Blatthaarzellen in 20 proc. Rohrzuckerlösung, den Zellkern in einer kleinen Cytoplasmamenge und die Plasmafäden zeigend, welche die verschiedenen Plasmapartien verbinden.

Fig. 4. Theile zweier Zellen eines Blatthaares, 36 Stunden in 18 proc. Rohrzuckerlösung; der benachbarte Protoplast wurde zwei Stunden nach der Plasmolyse zerstört.

Fig. 5. Zelle eines Kelchblatthaares, 48 Stunden in 18 proc. Rohrzuckerlösung; Zellhaut die Verbindungsfäden umschliessend, Protoplaste noch durch den centralen Theil der Fäden in Verbindung.

Fig. 6 u. 7. *Gaillardia lanceolata.*

Fig. 6. Zellen eines Kelchblatthaares, 48 Stunden in 18 proc. Rohrzuckerlösung; der isolirte kernfreie Protoplast ohne Zellhaut.

Fig. 7. Blatthaarzelle, 36 Stunden in destillirtem Wasser nach erfolgter Plasmolyse (8 Stunden in 20 proc. Rohrzuckerlösung), dann Plasmolyse aufgehoben; Verbindungsfäden noch erhalten.

Fig. 8 u. 9. *Cucurbita Pepo.*

Fig. 8. Blatthaarzelle in 18 proc. Rohrzuckerlösung plasmolysirt. Die Plasmafäden wurden dann zerstört und der kernfreie Cytoplast von jedem kernhaltigen Stück isolirt. Hierauf mit destillirtem Wasser behandelt, bis die Plasmamassen sich bis zu gegenseitiger Berührung ausdehnten oder nur durch kleine Stücke der zerstörten Plasmafäden getrennt waren.

Fig. 9. Wie Fig. 8. Zum zweiten Male nach 36 Stunden plasmolysirt. Zellhaut wurde nicht gebildet zwischen kernfreien Cytoplasten. Zeigend, dass Contact ohne lebendige Continuität zur Hautbildung nicht genügt.

Fig. 10. *Bryonia dioica.* Theil einer Siebröhre, vier Tage in 10 proc. Rohrzuckerlösung; Zellhautbildung am Zellinhalt, der ausgetreten, mit dem in der Zelle verbliebenen Theil aber noch in Verbindung steht.

Fig. 11. *Gaillardia lanceolata.* Präparirt wie Fig. 7, jedoch ohne Aufhebung der Plasmolyse.

Fig. 12. *Bryonia dioica.* Dasselbe wie Fig. 10 Zellhautbildung um den Protoplasten innerhalb einer Siebröhre.

Fig. 13 u. 14. *Gaillardia lanceolata.*

Fig. 13. Blatthaarzelle, zwei Tage in 20proc. Rohrzuckerlösung; der Kern ist getheilt; die Theile sind je einem Protoplasten einverleibt.

Fig. 14. Blatthaarzelle, vier Stunden in 20proc. Rohrzuckerlösung; *a* Kern am Ende des Verbindungsfadens; *b* der Kern nimmt die Stelle des letzteren ein.

Tafel XXI.

Fig. 1—3. *Marchantia polymorpha.*

Fig. 1. Basis eines Wurzelhaares; das freie Ende mit dem Kern ist abgeschnitten. Fünf Tage in 18proc. Rohrzuckerlösung.

Fig. 2. Freies Ende eines Wurzelhaares, nach der Plasmolyse abgeschnitten und fünf Tage in 18proc. Rohrzuckerlösung gehalten; Kern vorhanden; Zellhautbildung der Plasmaballen.

Fig. 3. Wie Fig. 2, jedoch der Kern nicht vorhanden und keine Zellhautbildung.

Fig. 4 - 6. *Hyacinthus orientalis.*

Fig. 4 Theil eines Pollenschlauchs und Pollenkorns; nur der vegetative Kern vorhanden; Zellhautbildung an den verbundenen Plasmatheilen.

Fig. 5. Pollenschlauch, 48 Stunden in 20proc. Rohrzuckerlösung, nach fünf Stunden auf künstliche Weise zum Platzen gebracht; beide Kerne sind ausgetreten; die inneren wie die äusseren Plasmaportionen besitzen Zellwände.

Fig. 6. Pollenschlauch, 30 Stunden in Gelatine-Zuckermischung; spontane Contraction nach Austritt des generativen Kerns.

Fig. 7. *Narcissus poeticus.* Pollenschlauch, 24 Stunden in $2^1/_2$proc. Rohrzuckerlösung; ein Plasmastück befindet sich ausserhalb und zeigt die Zellhaut; beide Kerne innerhalb des Schlauches verblieben.

Fig. 8—10. *Hyacinthus orientalis.*

Fig. 8. Freies Ende eines Pollenschlauchs, 48 Stunden auf Gelatine-Zuckermischung; Plasmolyse nach fünf Stunden; mehrere Zellhäute an derselben Protoplasmapartie.

Fig. 9. Basis eines Pollenschlauchs, 48 Stunden auf Gelatine-Zuckermischung, plasmolysirt und nach fünf Stunden abgeschnitten; nur der vegetative Kern vorhanden.

Fig. 10. Theil eines Pollenschlauchs, aus dem freien Ende entnommen, nur der generative Kern vorhanden.

Fig. 11 u. 12. *Bryum caespititium.*

Fig. 11. Protonemazellen, drei Tage in 18proc. Rohrzuckerlösung, zwölf Stunden nach der Plasmolyse abgeschnitten; Plasmaverbindung von Zelle zu Zelle.

Fig. 12. Protoplasmaballen ausserhalb der Zellen, drei Stunden nach der Plasmolyse, in 18 proc. Rohrzuckerlösung und vier Tage lang in Contact gehalten; die Plasmastücke *A* und *B* kernhaltig, bildeten eine Zellhaut; die kernfreie Plasmapartie *C* nicht.

Fig. 13. *Tulpia Gesneriana.* Freies Ende eines Pollenschlauchs, acht Stunden in 20 proc. Rohrzuckerlösung; die Plasmaportionen rundeten sich vor dem Platzen des Schlauches ab.

Fig. 14. *Hippeastrum pardinum.* Freies Ende eines Pollenschlauchs, 48 Stunden auf Gelatine-Zuckermischung; das Plasmastück *p* bildete eine Zellhaut, ehe die übrigen eine Spur davon zeigten.

Fig. 15 u. 16. *Hyacinthus orientalis.*

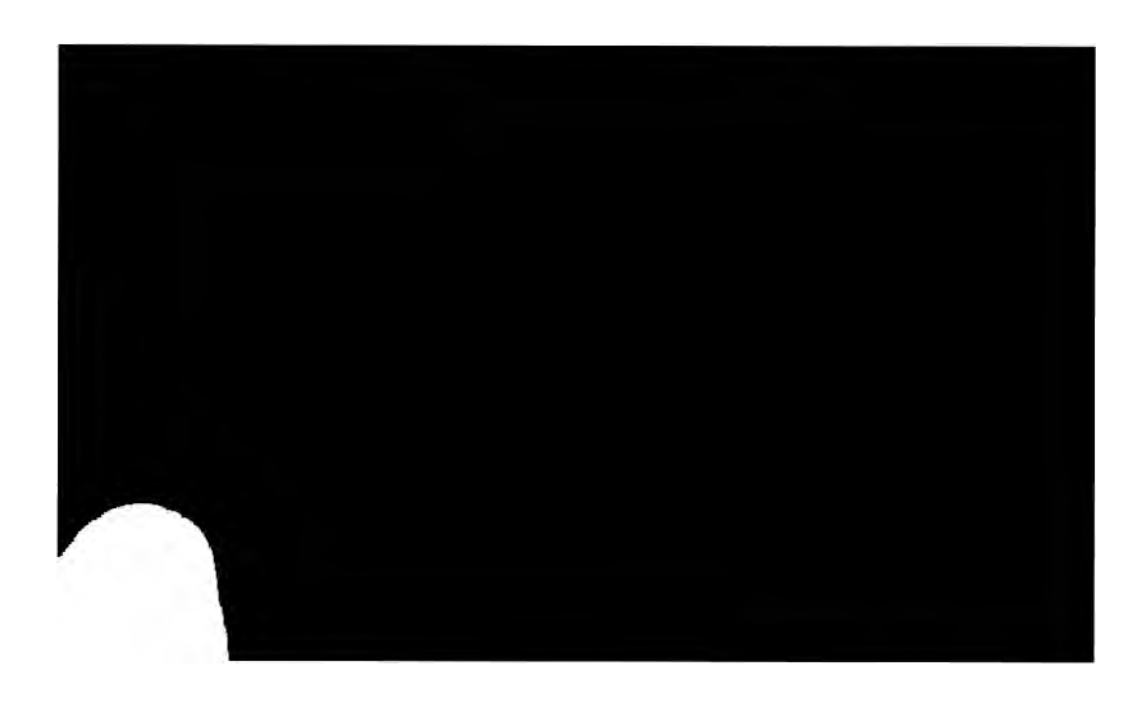
Fig. 15. Theil eines Pollenschlauchs, sieben Stunden auf Gelatine-Zuckermischung, zwei Stunden nach der Plasmolyse mit KOH behandelt.

Fig. 16. Dasselbe wie Fig. 15, jedoch ohne Behandlung mit KOH.

Fig. 17 u. 18. *Hippeastrum pardinum.*

Fig. 17. Freies Ende eines Pollenschlauchs mit generativem Kern, 14 Stunden auf Gelatine-Zuckermischung.

Fig. 18. Kernfreies Protoplasmastück aus einem Pollenschlauch des Präparats zu Fig. 17; es blieb mit dem Schlauchinhalt verbunden, wie in Fig. 7, bis sich eine Zellhaut gebildet hatte.



Zur Kenntniss der Hydathoden.

Von

G. Haberlandt.

Mit Tafel XXII.

I. Die Hydathoden der Rhizomschuppen von *Lathraea squamaria.*

Ueber die Function der zahlreichen Schild- und Köpfchendrüsen in den Höhlen der Rhizomschuppen von *Lathraea squamaria* sind schon verschiedene Ansichten geäussert worden, von denen aber keine allseitige Zustimmung gefunden hat. Nachdem auch die zuletzt ausgesprochene Annahme Kerner's und Wettstein's[1]), dass die genannten Organe thierfangende Verdauungsdrüsen seien, von A. Scherffel[2]) widerlegt worden ist, hat die Frage nach den Verrichtungen dieser „Drüsen" bis heutigen Tags keine endgültige Beantwortung erfahren.

Im Laufe meiner Untersuchungen über Bau und Function der Hydathoden[3]), speciell der Trichom-Hydathoden, drängte sich mir die Vermuthung auf, dass die in Rede stehenden Organe, Köpfchen- und Schilddrüsen oder nur eine Kategorie derselben, als wasserausscheidende Apparate fungiren könnten. Eine Anzahl von Versuchen, die ich nach dieser Richtung im Frühjahr und Spätherbst

---

1) Die rhizopoiden Verdauungsorgane thierfangender Pflanzen. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. zu Wien, Bd. XCIII, I. Abth. 1886.

2) Die Drüsen in den Höhlen der Rhizomschuppen von *Lathraea squamaria* L. Mittheil. a. d. botan. Institute zu Graz, 1888, p. 187 ff.

3) Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das tropische Laubblatt; II. Ueber wassersecernirende und -absorbirende Organe, I. u. II. Abhandl. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. zu Wien, Bd. CIII u. CIV, 1894 u. 1895. — Vergl. auch Berichte d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. XII, p. 366 und Physiol. Pflanzenanatomie, II. Aufl., p. 417 ff.

1896 angestellt habe, bestätigten die Richtigkeit dieser Vermuthung und gewährten zugleich einen bemerkenswerthen Ausblick auf die Ernährungsphysiologie des Schmarotzers.

Die Druckversuche, um die es sich hierbei handelte, wurden nach derselben Methode angestellt, wie bei meinen früheren Untersuchungen (l. c., I. Abh., p. 496). Die Befestigung der Rhizomzweige resp. der an ihrer Basis mit Schuppenblättern versehenen Inflorescenzachsen an dem kurzen Schenkel des U-förmig gebogenen Glasrohres bietet deshalb Schwierigkeiten, weil die Rhizomschuppen bekanntlich dicht übereinander auftreten und weil die Stengel weich und dabei doch sehr spröde sind. Man muss deshalb stets eine Anzahl von Schuppen sorgfältig wegschneiden, um das untere Ende des Stengels genügend weit in den Kautschukschlauch hineinschieben zu können. Der obere Rand des Schlauches muss knapp bis zum untersten Schuppenpaare reichen, und durch hinreichend festes Umwickeln mit starkem Zwirn ist dafür zu sorgen, dass das Wasser nicht aus den vom Schlauche bedeckten Wundstellen des Stengels austritt. Die Höhe der Quecksilbersäule betrug 15—30 cm. Natürlich befanden sich die Versuchsobjecte in einem mit Wasserdampf gesättigten Raume.

Bei den mit einer grösseren Anzahl von Rhizomzweigen durchgeführten Versuchen trat immer schon nach 2—3 Stunden eine sich rasch steigernde Ausscheidung von Wasser auf. Die Aussenfläche, das ist die morphologische Oberseite der Schuppenblätter, blieb stets trocken; das Wasser sammelte sich in der von dem eingerollten Blattrand gebildeten Rinne an, trat seitlich in Form eines grossen Tropfens heraus und floss dann ab. Dass es in den Höhlen ausgeschieden wurde, die während der Secretion mit wässeriger Flüssigkeit erfüllt sind, konnte sonach keinem Zweifel unterliegen. Es ging dies auch daraus hervor, dass die ausgeschiedenen Wassertropfen in grosser Anzahl jene hauptsächlich den Drüsen aufsitzenden Stäbchen enthielten, die Kerner und Wettstein für thierfangende Plasmafortsätze ansprachen, die aber nach Scherffel's Untersuchungen[1]) nichts anderes als Bakterien sind. Lässt man einen Tropfen der ausgeschiedenen Flüssigkeit auf dem Objectträger eintrocknen und färbt man nach mehrmaligem Durchziehen durch die Flamme mit Gentianaviolett, so findet man namentlich am Rande des einge-

1) Vergl. Botan. Zeitung 1890, p. 417 ff.

trockneten Tropfens zwischen zahlreichen Kalkkryställchen in oft grosser Menge die ziemlich intensiv gefärbten Bakterienstäbchen vor. — Die Menge der ausgeschiedenen Flüssigkeit ist eine ganz beträchtliche. Bei einem Versuche mit einer blühenden Inflorescenzachse, der nur das oberste Schuppenpaar belassen wurde, betrug das Gewicht der von diesem ausgeschiedenen und mit Fliesspapier aufgesogenen Wassermenge bereits nach einer Stunde 0,065 g (Anfangshöhe der Quecksilbersäule 21 cm). Da die beiden Schuppenblätter 1,12 g wogen, so betrug die Menge des Secretes schon nach einer Stunde 5,8 % des Blattgewichtes. Nach acht Stunden war die Quecksilbersäule um 2,1 cm, nach 24 Stunden um 3,3 cm gesunken. Da die Transpiration so gut wie ganz gehemmt war und der Spross sich im vollen Turgescenzzustande befand, so durfte angenommen werden, dass dem Sinken der Quecksilbersäule annähernd die Ausscheidung von Wasser entsprach. Die Menge des secernirten Wassers berechnete sich sonach auf 0,84 g nach 8stündiger, auf 1,32 g nach 24stündiger Secretion; die beiden Schuppenblätter schieden also in den ersten 24 Stunden ungefähr ebenso viel Wasser aus, als ihr eigenes Gewicht betrug. In einem anderen Falle wurde bei einer anfänglichen Druckhöhe von 24 cm Quecksilber das gleiche Secretquantum schon nach 17 Stunden erreicht[1]). Bei den im Spätherbste (Ende October) ausgegrabenen Rhizomzweigen war die Secretion augenscheinlich eine etwas geringere. — Die oberirdischen Theile der Inflorescenzachsen liessen an keiner Stelle eine Wasserausscheidung erkennen.

Dass es die zahlreichen Drüsen, und nicht die gewöhnlichen Epidermiszellen der Höhlenwände sind, welche das Wasser ausscheiden, ist bei der grossen Aehnlichkeit, speciell der Köpfchendrüsen, mit anderen Trichom-Hydathoden von vornherein höchst wahrscheinlich. Bevor ich nun zu einem Versuche übergehe, welcher entscheiden sollte, ob die Schild- oder Köpfchendrüsen als Hydathoden fungiren, sind noch einige anatomische Verhältnisse etwas näher zu besprechen.

Der Bau der genannten Organe ist namentlich seit den sorgfältigen Untersuchungen Scherffel's hinreichend bekannt. Die Köpfchendrüsen bestehen, abgesehen vom ein- oder mehrzelligen

1) Bei dem so reichlich secernirenden *Conocephalus ovatus* betrug die in einer Nacht ausgeschiedene Wassermenge bloss 26 % des Blattgewichtes. (G. Haberlandt, l. c., II. Abh., p. 61 (7).

Fussstück, aus einer kurzen Stielzelle und zwei Köpfchenzellen, die von einer deutlichen Cuticula überzogen werden. Die Vertheilung des Plasmas und die Lage des Kernes erhellt aus Fig. 1, Taf. XXII. Im Wandbeleg, sowie um den Kern herum treten oft in sehr grosser Anzahl kugelige Körnchen auf, die aber ihren Reactionen zufolge keine Leucoplasten sind, wie Scherffel annimmt, sondern den von Crato als Physoden bezeichneten Plasmaorganen an die Seite gestellt werden müssen. Gerbstoff tritt in ihnen nicht auf. Bezüglich des Baues der Schilddrüsen verweise ich auf Scherffel's Arbeit (l. c., p. 202) und auf meine „Physiol. Pflanzenanatomie" (II. Aufl., p. 433). Die unter der grossen, linsenförmigen Zelle der Schilddrüse gelegene Zellschicht, welche grosse Intercellularräume aufweist und an Schwammparenchym erinnert (Fig. 2, 3, Taf. XXII), gehört nach Scherffel entwickelungsgeschichtlich zum Drüsenkörper und entspricht dem Fussstück gewöhnlicher, mehrzelliger Haargebilde. Doch auch die subepidermale Parenchymzelllage weist in ihrer ganzen Ausdehnung einen schwammparenchymartigen Bau auf, wenn auch die Intercellularen meist etwas kleiner sind (Fig. 5, Taf. XXII). An diese letzteren grenzen nun einerseits die Drüsenkörper und andererseits die Tracheïden der zahlreichen Gefässbündelendigungen, welche unter der subepidermalen Zellschicht verlaufend die Höhlenwände in grosser Anzahl umspinnen (Fig. 2, 3, 4, Taf. XXII). Von Kerner und Wettstein wurde behauptet, dass die Gefässbündelenden bestimmte locale Beziehungen zu den Schilddrüsen zeigen sollen, doch hat schon Krause bemerkt und Scherffel bestätigt, dass die Gefässbündelenden nicht unter bestimmten Drüsen liegen. Auch ich habe beobachtet, dass die zahlreichen Bündelenden sich bald unter Köpfchen-, bald unter Schilddrüsen hinziehen, und dass sie ebenso häufig auch zwischen denselben verlaufen. Mit Rücksicht auf die Function der Drüsen als Hydathoden sind solche locale Beziehungen auch gar nicht nöthig, denn bei dem Umstande, dass die Tracheïden stellenweise an die miteinander communicirenden Intercellularräume der subepidermalen Zellschicht grenzen und diese mit Wasser füllen, hat jede Drüse ohnedies Gelegenheit, Wasser direct aufzunehmen. In der That fand ich die subepidermalen Intercellularräume stets mit Wasser und nicht mit Luft gefüllt.

Die anatomischen Verhältnisse lassen es nach dem Gesagten noch unentschieden, ob die Schild- oder Köpfchendrüsen als

Hydathoden fungiren. Sie scheinen vielmehr dafür zu sprechen, dass beide Arten Wasser secerniren. Zur Entscheidung dieser Frage wurde daher am 27. October mit einem Rhizomzweige ein Druckversuch ausgeführt, wobei statt Wasser eine 0,05 proc. wässerige Methylenblaulösung in den Zweig gepresst wurde. Anfangshöhe der Quecksilbersäule = 21 cm. Nach zwei Stunden begann die Ausscheidung farblosen Wassers. Nach sieben Stunden war die Secretion im vollen Gange, die Rhizomschuppen waren bereits durchscheinend blau gefärbt, die secernirte Flüssigkeit war vollkommen farblos. Die Quecksilbersäule war um 4,5 cm gesunken. Nach 24 Stunden waren die Schuppen in ihrem Inneren intensiv blau gefärbt, das ausgeschiedene Wasser war noch immer farblos. Die Quecksilbersäule war nunmehr um 6 cm gesunken.

Nach siebenstündiger Secretion ergab die mikroskopische Untersuchung eines Schuppenblattes, dass die Gefässe und Tracheïden, häufig auch die an sie angrenzenden Parenchymzellen und schliesslich auch das subepidermale Intercellularsystem der Höhlenwände mit blauer Flüssigkeit (resp. Zellsaft) gefüllt waren. In den Köpfchendrüsen war sehr schöne Lebendfärbung eingetreten. Das Plasma der Köpfchenzellen war ungefärbt, im lichtblauen Zellsaft traten dunkelblaue körnige Massen auf, die anscheinend aus körnigen und krystallinischen (?) Ausscheidungen und ausgestossenen Saftbläschen (Physoden) bestanden. Im plasmatischen Wandbeleg waren nur noch vereinzelte schwach blau gefärbte Saftbläschen zu sehen. Nach 24 Stunden war der Zellsaft dunkelblau und die in ihm enthaltenen dicht zusammengeballten Klumpen zeigten eine intensive Blaufärbung. Die Schilddrüsen dagegen waren selbst nach 24stündiger Secretion noch ganz farblos oder wiesen bloss ganz schwach gefärbten Zellsaft ohne Ausscheidungen auf.

Aus diesem Versuche geht also hervor, dass die grösste Menge des von den Schuppenblättern zurückbehaltenen Farbstoffes in den Köpfchendrüsen gespeichert wird. Es liegt nun nahe, daraus die Folgerung zu ziehen, dass es bloss diese Drüsen sind, die als Hydathoden fungiren. Sie nehmen aus dem subepidermalen Intercellularsystem die Farbstofflösung auf und scheiden bloss das Wasser aus, während der Farbstoff von ihnen in immer grösserer Menge aufgespeichert wird. Wenn die Farbstofflösung die Plasmahäute der Köpfchendrüsen passiren kann, so ist nicht einzusehen, warum sie nicht auch in die Schilddrüsen eintreten könnte, wenn diese

gleichfalls als wasserausscheidende Organe dienen würden. Dann müsste auch in ihnen eine Farbstoffspeicherung zu beobachten sein. Dieselbe müsste sich auch dann einstellen, wenn den Schilddrüsen jene Stoffe fehlen sollten, die, sich mit dem Farbstoff verbindend, unter gewöhnlichen Verhältnissen die Voraussetzung für einen fortdauernden diosmotischen Eintritt des Farbstoffes in die Zelle bilden [1]). Diese Voraussetzung ist aber überflüssig, wenn die Pumpkräfte activer Hydathoden dafür sorgen, dass grössere Mengen der Farbstofflösung in das Zellinnere geschafft werden, und wenn, wie dies im vorliegenden Falle ja thatsächlich zutrifft, nur dem Wasser und nicht auch dem Farbstoff der Austritt gestattet wird. Ich halte es demnach für sehr wahrscheinlich, dass bloss die Köpfchendrüsen Wasser ausscheiden, wenn auch das Ergebniss des mitgetheilten Versuches kein einwandfreier Beweis dafür sein kann.

Welche Function nun aber den Schilddrüsen zukommt, muss vorläufig dahingestellt bleiben. Wie Scherffel gezeigt hat, besitzt die Cuticula am Scheitel der Drüse ein kreisrundes Loch von ca. 0,004 mm Durchmesser, durch welches der rinnenförmige Kanal zwischen den beiden mittleren Zellen der Drüse nach aussen mündet. „Ist, was öfters vorkommt, dieser rinnenförmige Raum mit einer (stark lichtbrechenden) Masse ausgefüllt, so tritt bei Quellung ein Theil derselben nicht selten aus jenem Loche als ein aus krümeliger Masse bestehender Pfropf hervor.“ Es scheint sich hier also um die Secretion einer relativ festen Substanz zu handeln, deren Beschaffenheit und Bedeutung noch unbekannt ist.

In den Höhlen der Rhizomschuppen von *Lathraea* kommen zuweilen auch unregelmässig gestaltete Kalkkörper vor, die weitaus zum grössten Theile aus kohlensaurem Kalk bestehen, und von denen schon Meyen vermuthet hat, dass sie ein Ausscheidungsproduct der Höhlenwanddrüsen seien. Scherffel bezweifelt dies, und zwar hauptsächlich deshalb, weil die Kalkkörper bereits in sehr jungen Schuppen vorkommen, in deren spaltenförmigen Höhlen die Drüsen noch nicht einmal angelegt sind. Andererseits fand aber Kohl [2]) an den Köpfchendrüsen ausser-

1) Vergl. Pfeffer, Ueber Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Untersuchungen a. d. botan. Institut zu Tübingen, II. Bd., p. 189, 190.

2) Anatomisch-physiologische Untersuchung der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze, Marburg 1889, p. 105.

ordentlich häufig Kalkdrusen und auch Einzelkrystalle angelagert, so dass er sich der Ansicht zuneigt, dass die erwähnten Drüsen wenigstens in älteren Blättern bei der Kalkausscheidung eine Rolle spielen. Da die Hydathoden nicht selten auch als „Kalkdrüsen" fungiren (einige weitere Beispiele bringt der II. Theil dieser Mittheilung), so ist das häufige Vorkommen von Kalkconcrementen in den Höhlen nunmehr leicht verständlich. Dieselben lassen zugleich erkennen, dass von den Höhlenwänden andauernd reichliche Mengen kalkhaltigen Wassers ausgeschieden werden. Und die Kohl'schen Beobachtungen sind ein weiteres Argument dafür, dass diese Ausscheidung seitens der Köpfchendrüsen erfolgt. Aus dem Vorkommen von Kalkkörpern in sehr jungen Schuppen folgt bloss, dass in diesem frühen Entwickelungsstadium die physiologische Arbeitstheilung der anatomischen Differenzirung vorauseilt, oder dass die junge Epidermis, welche die Höhlenwände bekleidet, in ihrer Gesammtheit kalkhaltiges Wasser zu secerniren vermag.

Da in allen von mir untersuchten Rhizomschuppen die Kalkausscheidungen fehlten, so kann ich über diesen Punkt nichts Näheres mittheilen. Ich möchte nur noch auf die Thatsache hinweisen, dass bei künstlichen Druckversuchen eine sehr vollkommene Ausscheidung des aufgenommenen Calciumcarbonates erfolgt. Das Grazer Wasserleitungswasser, welches zu den Versuchen verwendet wurde, ist ziemlich kalkreich. Liess man nun auf einem Objectträger zwei gleich grosse Tropfen von Wasserleitungswasser und ausgeschiedener Flüssigkeit eintrocknen, so enthielten die Rückstände annähernd gleich zahlreiche und gleich grosse Kalkkryställchen.

Fragen wir nun nach der Rolle, welche die Hydathoden von *Lathraea* im Gesammthaushalte dieser Schmarotzerpflanze spielen, so haben wir uns vor Allem zu vergegenwärtigen, dass die zahlreichen Haustorien der *Lathraea*, wie schon Bowman und Unger erkannt haben, bis in den Holzkörper der Wirthwurzeln eindringen und dass ihr centraler Tracheïdenstrang den Anschluss des Wasserleitungssystems des Schmarotzers an das der Wirthpflanze vermittelt. Nach Heinricher's eingehenden und sorgfältigen Untersuchungen[1]) treten die Elemente des Saugfort-

1) Anatomischer Bau und Leistung der Saugorgane der Schuppenwurz-Arten. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, herausgeg. von F. Cohn, 7. Bd., 1895, p. 315 ff.

satzes, sobald er an das Cambium oder in das Holz gelangt ist, pinselartig auseinander, und wenn auch ein besonderes Aufsuchen der Gefässe des Holzes seitens der Haustorialschläuche nicht zu beobachten ist, so treten diese doch häufig genug mit den Gefässwänden in unmittelbare Berührung. „Oft perforiren die Schläuche ein Gefäss und wachsen streckenweise in ihm, der Längsachse folgend, weiter.“ [1]) Dass von den Haustorien thatsächlich auch Wasser (mit darin gelösten Substanzen) aufgenommen und weitergeleitet wird, geht übrigens aus dem constanten Vorhandensein eines Tracheïdenstranges im Saugfortsatze mit Sicherheit hervor.

In Folge des Anschlusses des Wasserleitungssystems des Schmarotzers an das des Wirthes hat nun der erstere mit den Schwankungen des Blutungsdruckes zu rechnen, der in den Wurzeln des letzteren herrscht. Im Frühjahre, zur Zeit der lebhaftesten Entwickelung des *Lathraea*, wird sich in ihrem Wasserleitungssystem gleichfalls ein hoher Blutungsdruck geltend machen. Nun ist aber die Transpiration der unterirdischen Vegetationsorgane des Schmarotzers jedenfalls eine äusserst geringe; auch die der oberirdischen Inflorescenzsprosse kann keine beträchtliche sein, da grössere Transpirationsflächen fehlen und die Spaltöffnungen, wie Heinricher[2]) gezeigt hat, Rückbildungserscheinungen aufweisen, durch welche sie vollständig functionslos werden. An den Deck- und Kelchblättern unterbleibt nämlich stets die Bildung einer Spalte zwischen den beiden Schliesszellen. Es liegt also bei relativ hohem Blutungsdruck, wie er im Frühjahre in den Wirthwurzeln herrscht, die Gefahr einer Injection der Durchlüftungsräume des Parasiten mit Wasser vor, der durch die zahlreichen Hydathoden der Rhizomschuppen wirksam begegnet wird.

Mit dieser schützenden Rolle ist aber meines Erachtens die Bedeutung der Hydathoden für unsere Pflanze noch nicht erschöpft. Gegen die schädlichen Wirkungen zu hohen Blutungsdruckes in den Wirthwurzeln könnte sich der Schmarotzer auch noch auf andere, directere Weise schützen. Nun lehren aber die anatomischen Verhältnisse, dass sich der Parasit auf eine ausgiebige Wasserströmung von den Haustorien aus bis in die Rhizomschuppen hinein geradezu eigens eingerichtet hat. Dafür spricht das constante Vor-

---

1) Heinricher, l. c., p. 364.

2) Biologische Studien an der Gattung *Lathraea*. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. in Wien, math.-naturw. Klasse, Bd. CI, Abth. I, 1892, p. 461.

handensein eines Tracheïdenstranges in den Haustorialfortsätzen, ferner das Vorkommen auffallend weiter und zahlreicher Gefässe in den Rhizomachsen, der Bau und Verlauf der Gefässbündelenden in den Rhizomschuppen und schliesslich die so energische Secretionsthätigkeit der Hydathoden. Diese Thatsachen weisen deutlich darauf hin, dass sich die *Lathraea* den Blutungsdruck der Wirthwurzeln zu irgend einem physiologischen Zwecke nutzbar macht[1]). Wenn man bedenkt, dass der Blutungssaft der Mehrzahl unserer Laubbäume besonders im Frühjahre einen verhältnissmässig bedeutenden Zuckergehalt aufweist[2]), und wenn man dann ferner die rapide Entwickelung der Inflorescenzsprosse der *Lathraea* in eben derselben Jahreszeit, sowie die Füllung der Rhizomschuppen mit grossen Stärkemengen in Betracht zieht, so lässt sich die Annahme nicht von der Hand weisen, dass die Hydathoden in den Höhlen der Rhizomschuppen die Aufgabe haben, durch kräftige Wasserausscheidung reichliche Mengen von zuckerhaltigem Blutungssaft aus den Wirthwurzeln in die Organe des Parasiten, vor Allem in die Rhizomschuppen selbst, einströmen zu lassen, in Folge dessen der Parasit viel rascher, als es sonst möglich wäre, in den Besitz von grösseren Mengen plastischen Baumateriales gelangt. Eine physiologische Einrichtung, welche im Frühjahre den raschen Transport plastischen Baumateriales in die sich entfaltenden Laub- und Blüthensprosse unserer Holzgewächse ermöglicht, wird so von der *Lathraea* für ihre eigenen Ernährungszwecke ausgebeutet.

In Uebereinstimmung mit der Annahme, dass die Tracheïden der *Lathraea*-Haustorien zuckerhaltigen Blutungssaft der Wirthwurzeln aufnehmen, steht das von Heinricher[3]) constatirte reichliche Vorkommen von mit Jodlösung sich roth färbenden Stärkekörnern in den genannten Tracheïden. Diese „Amylodextrinstärke" tritt besonders reichlich im sogenannten „Tracheïdenkopf" des Haustoriums auf; bei *Lathraea Clandestina* nicht selten auch in den

1) Damit steht vielleicht auch im Zusammenhange, dass *Lathraea squamaria* bisweilen sehr üppig auf Weinreben schmarotzt (z. B. im Canton Zürich; vergl. Heinricher, l. c., p. 376), deren Blutungsdruck im Frühjahr bekanntlich sehr hoch ist.

2) Vergl. A. Fischer, Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXII, 1891. — Ferner: G. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, II. Aufl., p. 512.

3) l. c., p. 344, 346, 352.

Elementen der den Haustorialfortsatz durchziehenden Tracheïdenplatte, und bisweilen sogar in den äussersten an das Holz der Wirthwurzel grenzenden Tracheïden des Fortsatzes. In dem die Tracheïdenreihen umgebenden Parenchym treten die Amylodextrin-Stärkekörner seltener auf. Heinricher ist geneigt, in einer gummiartigen Substanz, die in den Parenchymzellen und in den Intercellularen der Haustorien vorkommt und die bei *L. squamaria* auch in der den Haustorialfortsatz umgebenden Rinde der Wirthwurzeln nachgewiesen werden kann (l. c., p. 354), das Bildungsmaterial für die Amylodextrin-Stärkekörner der Tracheïden zu erblicken. Diese Substanz soll der Parasit aus den zerstörten Geweben der Wirthpflanze aufnehmen. Nach dem Gesagten halte ich es aber für wahrscheinlicher, dass die Glykose des aus den Gefässen der Wirthwurzel aufgenommenen Nahrungssaftes das Bildungsmaterial für die Tracheïdenstärke der Haustorien bildet[1]).

Eine experimentelle Prüfung der hier vorgetragenen Ansicht über die ernährungsphysiologische Bedeutung der Hydathoden in den Rhizomschuppen von *Lathraea* habe ich nicht angestellt, da eine solche Ausdehnung der Untersuchung nicht im Plane dieser kleinen Arbeit lag.

Jedenfalls stellen die Hydathoden von *Lathraea* für den Haushalt dieses Schmarotzers sehr wichtige Organe vor, da das Bedürfniss nach sehr zahlreicher Ausbildung und nach einer vor mechanischen Beschädigungen im Erdreich geschützten Lage der Hydathoden eine so merkwürdige Ausgestaltung der Rhizomschuppen nach sich gezogen hat.

---

1) Die Frage, ob die stärkeführenden Tracheïden der Haustorien einen lebenden Plasmabeleg aufweisen, wie wohl anzunehmen ist, wird von Heinricher in seiner citirten Abhandlung nicht berührt.

II. Die Hydathoden von *Phaseolus multiflorus.*

In meiner Abhandlung „Ueber wassersecernirende und absorbirende Organe“[1]) glaube ich den experimentellen Nachweis erbracht zu haben, dass die zuerst von Moll beobachtete Wasserausscheidung auf der Oberseite, besonders jedoch auf der Unterseite der Laubblätter von *Phaseolus multiflorus* durch die als active Hydathoden fungirenden keulenförmigen Drüsenhaare bewirkt wird. Die Richtigkeit dieser Annahme ist nun kürzlich in einer aus dem Prager pflanzenphysiologischen Institute stammenden Arbeit von A. Nestler[2]) bezweifelt worden. Derselbe spricht, wenn auch reservirt, die Ansicht aus, dass die Wasserausscheidung bei dieser Pflanze nicht durch die Keulenhaare, sondern durch Spaltöffnungen erfolge.

Zur Begründung seiner Ansicht führt Nestler zunächst einen Druckversuch an, bei welchem eine 3proc. Kupfervitriollösung in den Stengel der Keimpflanze eingepresst wurde. Wie bei Verwendung reinen Wassers trat namentlich auf der Unterseite der Primärblätter reichliche Secretion auf, wobei die ausgeschiedene Flüssigkeit Kupfervitriol enthielt. Da lebende Keulenhaare gewiss keine Kupfervitriollösung ausscheiden und da sie auch nicht als passive Durchtrittsstellen der Lösung dienen können, weil in ihnen keine Spur von Kupfervitriol nachzuweisen war, so nimmt Nestler an, dass die Ausscheidung auf andere Weise, wahrscheinlich durch die Stomata, vor sich gehe und überträgt dieses Ergebniss auf den normalen Secretionsprocess.

---

1) Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. in Wien, math.-naturw. Klasse, Bd. CIII, Abth. I, 1894, p. 509 (Separatabdruck, p. 21).

2) Untersuchungen über die Ausscheidung von Wassertropfen an den Blättern. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. in Wien, math.-naturw. Klasse, Bd. CV, Abth. I, 1896. — Den Hauptinhalt dieser Arbeit bildet die Mittheilung neuer Beispiele für die Inactivität der Epitheme von Hydathoden mit Wasserspalten, wobei sich der Verfasser der zuerst von mir angewandten Methoden (Vergiftung mit sublimathaltigem Alkohol und wässeriger Kupfervitriollösung) bedient. Er gelangt dabei zu dem von mir bereits für *Fuchsia* festgestellten Ergebniss, dass nämlich die Wasserausscheidung auch nach Vergiftung der Epitheme ungehemmt von Statten geht und schliesst daraus sofort auf die Inactivität des Epithemgewebes. Weshalb aber eine solche Schlussfolgerung nicht ohne Weiteres berechtigt ist, habe ich in meiner II. Abhandlung (Sitzungsber. d. Wiener Akademie, math.-naturw. Klasse, Bd. CIV, 1895, p. 81, Separatabdruck, p. 27) auseinandergesetzt.

Bei Wiederholung dieses Versuches mit 3proc. Kupfervitriollösung (Quecksilberdruck = 18 cm) ergab sich, dass Nestler eine sehr wesentliche Erscheinung, die dabei auftritt, entweder übersehen oder nicht gehörig gewürdigt hat. Schon nach fünf Stunden trat gleichzeitig mit der beginnenden Secretion eine deutliche Injection des Mesophylls längs der stärkeren Blattnerven auf. Nach 24 Stunden war das Mesophyll auch längs der schwächeren Nerven mit Flüssigkeit injicirt und vollkommen transparent. Längs der stärkeren Nerven betrug die Breite der injicirten Blattstreifen 1 mm und darüber. Die an diesen Stellen ausgeschiedene Flüssigkeit gab mit Ferrocyankalium die Kupferreaction. Nach mehrstündigem Liegen des Blattes in einer Ferrocyankaliumlösung zeigte der Inhalt der injicirten Durchlüftungsräume längs der Blattnerven starke Rothfärbung, desgleichen der Inhalt einzelner Athemhöhlen unter den Spaltöffnungen, doch nicht bloss jener, die Nestler als Wasserspalten betrachtet, sondern noch häufiger auch solcher, die er für die typischen Luftspalten hält. Die Keulenhaare sind nach 24 Stunden zum grössten Theile vergiftet, oder mehr oder minder geschädigt. Ihre Plasmakörper erscheinen ungleichmässig grobkörnig, häufig plasmolysirt, die Zellkerne unregelmässig gestaltet und stärker lichtbrechend als im normalen Zustande. Häufig sind aber auch solche Protoplasten der Keulenhaare, die bereits ein verändertes Aussehen zeigen, noch am Leben, wie die Plasmolyse mit 4proc. Kalisalpeterlösung erkennen lässt. Einzelne Keulenhaare besitzen überhaupt noch ganz das normale Aussehen.

Bei Druckversuchen mit Kupfervitriollösung zeigen also die Primärblätter von *Phaseolus* im Wesentlichen dasselbe Verhalten, welches ich bereits für die Blätter von *Fuchsia* beschrieben habe[1]). Die an die Wasserleitungsröhren der Blattnerven angrenzenden Leitparenchymzellen werden vergiftet, und nun filtrirt die Kupfervitriollösung in die angrenzenden Intercellularen hinein, um von hier aus durch Spaltöffnungen nach aussen zu treten. Das sind im Grunde genommen ganz selbstverständliche Dinge, die natürlich keinerlei Rückschluss auf den normalen Ausscheidungsvorgang gestatten. Bei diesem ist von einer Injection des Mesophylls längs der Blattnerven keine Spur zu beobachten[2]).

1) l. c., II. Abh., p. 79 (25).
2) Vergl. G. Haberlandt, l. c., I. Abh., p. 513 (25).

Die Athemhöhlen sämmtlicher Spaltöffnungen enthalten bloss Luft, und zwar auch jener, die Nestler für Wasserspalten hält. Der Weg, den das Wasser bei der normalen Secretion einschlägt, muss demnach ein anderer sein, als bei der Ausscheidung einer Kupfervitriollösung.

Die zahlreichen Spaltöffnungen auf der Unterseite eines Laubblattes von *Phaseolus* befinden sich auf sehr verschiedenen Entwickelungsstufen und zwar auch dann noch, wenn das Blatt schon vollkommen ausgewachsen ist. Von jenem Stadium an, in welchem sich die kleine Mutterzelle der Schliesszellen noch nicht einmal getheilt hat, giebt es alle Uebergänge bis zu vollkommen ausgebildeten Spaltöffnungsapparaten, die natürlich auch eine verschiedene Grösse zeigen.

Die ältesten, grössten Spaltöffnungen, die auf den Seiten der Blattnerven häufig etwas emporgehoben sind, hat nun Nestler für Wasserspalten gehalten. Sie stimmen aber in ihrem Bau mit den kleineren Luftspalten vollkommen überein, und sind, wie sich nach Zusatz von verdünntem Glycerin zeigt, auch ganz oder nahezu ganz verschliessbar. Ihre Athemhöhlen enthalten, wie schon oben erwähnt wurde, auch während der reichlichsten Wasserausscheidung Luft und nicht Wasser, wovon man sich an etwas dickeren Schnitten leicht überzeugen kann. Dass die an den Seiten der Blattrippen auftretenden Spaltöffnungen häufig auf einem kleinen Zellhügel liegen, ist wahrscheinlich als eine Schutzeinrichtung gegen die capillare Verstopfung der Spalten mit dem von den Keulenhaaren ausgeschiedenen Wasser aufzufassen, da die Keulenhaare eben an diesen Stellen am zahlreichsten auftreten. Auch bei anderen Pflanzen mit leicht benetzbaren Blattrippen sind die an letzteren vorkommenden Spaltöffnungen nicht selten emporgehoben.

Dass an den Laubblättern unserer Pflanze die Wasserausscheidung nicht durch die Spaltöffnungen erfolgt, habe ich übrigens auch durch folgenden Versuch festgestellt. Ein mit zwei ausgewachsenen Primärblättern versehener Keimling wurde nach seiner Befestigung an den kürzeren Schenkel des U-förmigen Glasrohres 9 Stunden lang verdunkelt, um den Verschluss der Spaltöffnungen zu erzielen. Nun erst wurde mit dem Druckversuch begonnen (Höhe der Quecksilbersäule = 20 cm), und das Versuchsobject auch weiterhin verdunkelt. Nach 12 Stunden war reich-

liche Wasserausscheidung zu beobachten und zwar wieder ohne die geringste Injection der Intercellularen der Blattrippen und des Mesophylls. Die mikroskopische Untersuchung lehrte, dass sämmtliche Spaltöffnungen, auch die Nestler'schen „Wasserspalten“ an den Blattrippen, vollständig geschlossen waren.

Die Ergebnisse meiner Vergiftungsversuche, die in einer Bepinselung der Blattunterseiten mit 0,1 proc. alkoholischer Sublimatlösung bestanden, um die Keulenhaare zu tödten, werden von Nestler bestätigt. Auch er fand, dass die betreffenden Blattflächen im feuchten Raume nicht mehr secerniren. Er leugnet aber die Beweiskraft dieser Versuche, weil nach Bepinselung mit sublimathaltigem Alkohol nicht nur die Keulenhaare getödtet, sondern auch alle Spaltöffnungen vollständig geschlossen und auch die Mehrzahl der Schwammparenchymzellen plasmolysirt sind. Aus letzterer Angabe muss ich folgern, dass Nestler bei seinen Vergiftungsversuchen nicht jene Vorsichtsmassregeln beobachtet hat, die nothwendig sind, um das Eindringen des Sublimatalkohols in das Schwammparenchym zu verhindern oder wenigstens nach Möglichkeit einzuschränken. Ich habe auf diesen Umstand schon früher (l. c., I. Abh., p. 25 [513]) ausdrücklich hingewiesen. Dass die Spaltöffnungen nach dem Bepinseln geschlossen sind ist richtig. Eine Anzahl von Schliesszellen ist todt, die Mehrzahl aber bleibt, wie Plasmolysirungsversuche lehren, am Leben. Da aber, wie oben gezeigt worden ist, am intacten Blatt der Verschluss der Spaltöffnungen die Wasserausscheidung nicht zu hindern vermag, so folgt aus dem Ausbleiben der Secretion am bepinselten Blatt, dass unter normalen Verhältnissen die Ausscheidung durch die activ wirkenden Keulenhaare erfolgt.

Nestler hebt ferner hervor, dass die mit Sublimatalkohol bepinselten Blätter bisweilen schon nach 48 Stunden abfallen, während intacte Blätter 10 Tage und länger stark secerniren, und bemängelt auch aus diesem Grunde die Beweiskraft meiner Versuche. Es ist kaum nöthig, die Haltlosigkeit dieses Einwandes näher darzulegen; bei meinen Versuchen handelte es sich ja bloss darum, wie sich die bepinselten Blätter in den ersten 10—12 Stunden in Bezug auf die Wasserausscheidung verhielten. Dass Blätter, die durch Vergiftung so wichtiger Organe, wie die Hydathoden es sind, in ihren Functionen gestört wurden, nach einigen Tagen abfallen, wird Niemanden überraschen.

Ohne näher darauf einzugehen, hat Nestler selbst ein neues Argument für die Richtigkeit meiner Annahme beigebracht, dass die Wasserausscheidung seitens der Laubblätter von *Phaseolus multiflorus* ein activer Lebensprocess und kein bloss passiver Filtrationsvorgang ist, wie es der Fall wäre, wenn die Wasserausscheidung durch die Spaltöffnungen erfolgen würde. Er hat nämlich die sehr bemerkenswerthe Thatsache constatirt, dass auch abgeschnittene Blätter, bloss in Wasser gestellt, also bei Ausschluss des Wurzeldrucks und ohne Anwendung künstlichen Druckes, im feuchten Raume reichlich secerniren. Ich kann die Richtigkeit dieser Thatsache nur bestätigen. Wenn die osmotischen Druckkräfte, die zu dieser Wasserausscheidung führen, in den Mesophyllzellen einschliesslich des Leitparenchyms der Blattnerven zur Geltung kommen, so könnte Dreierlei eintreten. Die betreffenden Zellen könnten das Wasser entweder in die Intercellularen pressen, das Mesophyll würde injicirt werden, was aber thatsächlich nicht der Fall ist. Oder die Zellen des Mesophylls könnten, so wie die Rindenzellen der Wurzeln, das Wasser in die Wasserleitungsröhren, die Tracheen und Tracheïden des Gefässbündelnetzes pressen; zu einer nennenswerthen Steigerung des Blutungsdruckes im Wasserleitungssystem des abgeschnittenen Blattes könnte es aber aus dem Grunde kaum kommen, weil das Wasser an der Schnittfläche aus den geöffneten Tracheen und Tracheïden rasch ausfliessen würde. In den Wasserleitungsröhren ist aber selbstverständlich eine umgekehrte Richtung des Saftstromes anzunehmen, da ohne Wasserzufuhr keine Ausscheidung erfolgen könnte. Die dritte Möglichkeit endlich ist die, dass die Drucksteigerung im Mesophyll von den Hydathoden, so wie sonst der gewöhnliche Blutungsdruck, als Reiz percipirt wird und sie nunmehr zur Secretion veranlasst. Neben dieser Eventualität, die ich für die wahrscheinlichste halte, ist aber auch noch die Annahme nicht ohne Weiteres abzuweisen, dass die Hydathoden von *Phaseolus* bei gehemmter Transpiration ganz spontan Wasser ausscheiden. Jedenfalls spricht die von Nestler constatirte Thatsache sehr entschieden gegen die Annahme, dass die Wasserausscheidung bei *Phaseolus* auf einfacher Druckfiltration durch die Spaltöffnungen beruhe.

Wenn es noch eines neuen Beweises bedürfte, um die Richtigkeit meiner Annahme, dass bei *Phaseolus* die Keulenhaare als Hydathoden fungiren, zu erhärten, so müsste ein solcher in der jüngst von mir beobachteten Thatsache gefunden werden, dass die

Keulenhaare der Primärblätter von *Phaseolus multiflorus*, gleichwie die Hydathoden der Saxifragen, der Plumbagineen und vieler Farne, unter Umständen auch als „Kalkdrüsen" fungiren. Bei mehreren in Töpfen gezogenen Keimpflanzen, die im November d. J. im Kalthause des botanischen Gartens zu langsamer Entwickelung gelangten, waren zahlreiche Keulenhaare der Blattunterseiten mit grösseren und kleineren Krystallaggregaten und Concretionen bedeckt, die den chemischen Reactionen zufolge (Gasblasenentwickelung und Anschiessen von Gypsnadeln nach Zusatz von Schwefelsäure) aus kohlensaurem Kalk bestanden (Fig. 6—8, Taf. XXII). Wahrscheinlich wird man es durch Kultur der Pflanze in sehr kalkreichem Boden in der Hand haben, die Keulenhaare mit dem Wasser regelmässig auch Kalk ausscheiden zu lassen.

Was bei *Phaseolus multiflorus* nur ausnahmsweise einzutreten scheint, ist bei den im hiesigen botanischen Garten kultivirten Exemplaren zweier *Psoralea*-Species Regel. Bei *Psoralea acaulis* Steven. und *Psoralea palaestina* L. fand ich an älteren Blättern die Mehrzahl der beiderseits hauptsächlich über und neben den Blattnerven auftretenden Keulenhaare mit unregelmässigen Klumpen und Krystallaggregaten aus kohlensaurem Kalk bedeckt. Oft sind kleine Krystalldrusen und Einzelkrystalle rings um ein Keulenhaar herum zerstreut. Zuweilen sitzen solche Krystallaggregate auch an der Basis gewöhnlicher Haare, was nicht überraschen kann, wenn man bedenkt, dass das ausgeschiedene kalkhaltige Wasser längs der Blattnerven abfliesst und an der Basis der Haare durch Capillarattraction länger zurückgehalten wird. An jüngeren, noch unausgewachsenen Blättern sind die Keulenhaare noch kalkfrei (Fig. 9—11, Taf. XXII).

Der Bau der Keulenhaare von *Psoralea acaulis* und *palaestina* stimmt ganz mit dem derjenigen von *Phaseolus multiflorus* überein, nur sind sie etwas gedrungener und zeigen in ihrem unteren Theile keine so starke Krümmung wie diese.

Dass die Keulenhaare von *Psoralea* nicht nur als Kalkdrüsen, sondern auch als Hydathoden fungiren, lehrten mich einige mit Zweigen von *Ps. palaestina* durchgeführte Druckversuche. Einer dieser Versuche sei hier beschrieben. Der Zweig war mit neun ausgewachsenen und vier in Entfaltung begriffenen, resp. unausgewachsenen Blättern versehen. Die Höhe der Quecksilbersäule

betrug anfänglich 20 cm. Schon nach zwei Stunden erschienen im feuchten Raum auf beiden Seiten der Fiederblättchen sehr zahlreiche kleine Wassertröpfchen, besonders auf den jüngeren Blättern. Nach zehn Stunden waren sämmtliche Blätter stark benetzt, doch nicht injicirt. Nach 24 Stunden zeigten aber die älteren Blätter bereits eine ziemlich starke Injection ihres Mesophylls mit Wasser. Die noch reichlicher secernirenden jüngeren Blätter waren aber noch immer nicht injicirt. Daraus geht hervor, dass bei höherem Druck (20 cm Quecksilber) die Hydathoden der älteren Blätter nicht mehr energisch genug functioniren, um die Injection des Blattes hintanzuhalten. Die Hydathoden haben sich auf den natürlichen Standorten der Pflanze offenbar einem niedrigeren Blutungsdrucke angepasst.

Graz, im December 1896.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1—5 beziehen sich auf *Lathraea squamaria*.

Fig. 1. Köpfchendrüse einer Rhizomschuppe; im Plasma der Drüsenzellen zahlreiche Saftbläschen. Vergr. 700.

Fig. 2. Tracheïdenenden unter einer Schilddrüse; die obere Tracheïde grenzt direct an einen Intercellularraum. Vergr. 320.

Fig. 3. Querschnitt durch die Höhlenwand. Unter der subepidermalen Zelllage verläuft ein quer durchschnittenes Gefässbündelende, dessen Tracheïden stellenweise an Intercellularen (*i*) grenzen. Vergr. 320.

Fig. 4. Desgleichen. Das Gefässbündelende besitzt bloss zwei Tracheïden, die beide an einen Intercellularraum (*i*) grenzen. Vergr. 320.

Fig. 5. Subepidermale Zelllage der Höhlenwand unter einer Köpfchendrüse in der Flächenansicht. Vergr. 300.

Fig. 6—8. Keulenhaare (Hydathoden) auf der Unterseite eines Primärblattes von *Phaseolus multiflorus* mit aufgelagerten Einzelkrystallen und Krystalldrusen aus kohlensaurem Kalk. Vergr. 300.

Fig. 9. Keulenhaar (Hydathode) auf der Oberseite eines jungen Laubblattes von *Psoralea acaulis*. Vergr. 330.

Fig. 10. Desgleichen auf der Oberseite eines älteren Laubblattes. Einzelkrystalle und Krystallaggregate aus kohlensaurem Kalk sind der Hydathode auf- und nebengelagert. Vergr. 280.

Fig. 11. Desgleichen. Die der Hydathode aufgelagerten Kalkkörper sind braun gefärbt. Vergr. 300.

Untersuchungen über die Assimilationsorgane der Leguminosen.

IV—VII.

Von

J. Reinke.

Mit 96 Zinkätzungen.

IV. Trifolieen. Loteen. Galegeen. Hedysareen.

Die Trifolieen, welche durch die verwachsenen Staubfäden von *Ononis* mit den Genisteen verbunden sind, umfassen Gattungen mit gefiederten und mit dreizähligen Blättern; sehr selten sind ungetheilte Blätter, doch giebt es eine Varietät von *Trifolium repens*, bei welcher sich nur das Endblättchen entwickelt. Im Grossen und Ganzen sind aber die Blätter sowohl nach Entfaltung der Spreite wie hinsichtlich ihrer Structur als normal anzusehen, und die örtlichen oder klimatischen Anpassungen äussern sich nicht in morphologisch auffallenden Umgestaltungen der Körperform. So ist das auf sandigen Hügeln wachsende *Trifolium arvense* unstreitig xeromorph gebildet im Vergleich zu *Tr. pratense*, und bei einigen Arten, wie *Tr. tridentatum*, werden die Blättchen sehr schmal; trotzdem können wir das Genus *Trifolium* für ein in den Assimilationsorganen höchst einförmiges erklären, und dasselbe gilt von den Gattungen *Melilotus* und *Medicago*. *Medicago* ist ein in anderer Hinsicht interessantes Genus, nämlich dadurch, dass seine 50 Arten bei gleichem Habitus ganz ausserordentliche Verschiedenheit im Bau der Früchte zeigen; hier haben wir Constanz in den Vegetationsorganen mit ungemeiner Variabilität in den Reproductionsorganen vereinigt. Die grösste Mannigfaltigkeit im Habitus besitzt noch die Gattung *Ononis*, von welcher *O. campestris* und *vaginalis* entschieden xerophile Anpassungen darstellen. Indessen scheint mir ein näheres Eingehen auf die Blätter auch dieser Gattung im Rahmen dieser Untersuchung nicht erforderlich zu sein.

Auch die Loteen mögen ihrer normalen Blätter wegen hier nur Erwähnung finden. Wohl sind unter den *Lotus*-Arten einige, deren Blätter in Anpassung an einen trockenen Standort sehr klein werden, und *Hosackia rigida* zeigt eine Annäherung an die *Spartium*-Form; doch treten morphologisch bedeutsame Erscheinungen nirgends hervor.

Die Galegeen sind eine der grössten und formenreichsten Tribus der *Papilionaceen*; sie finden sich durch alle Erdtheile verbreitet. Als Assimilationsorgane dienen wohlausgebildete Blätter; typisch sind dieselben unpaar gefiedert, seltener dreizählig oder einfach. Ausnahmsweise verkümmern sie ganz, und die Assimilation wird von den Internodien besorgt. Der Stengel ist krautig, strauchig oder baumartig entwickelt, letzteres z. B. bei *Robinia Pseudacacia*. — Ich werde mich auf die Erwähnung weniger Beispiele beschränken, namentlich solcher Formen, in denen die Blattorgane bemerkenswerthe Reductionen aufweisen, während es in Bezug auf die normalen Blätter genügen wird, auf einige allgemein bekannte Genera, wie *Galega, Wistaria, Amorpha, Glycyrrhiza* hinzuweisen.

Psoralea. Kräuter oder Sträucher mit meist ansehnlichen, gefiederten oder dreizähligen, selten einfachen Blättern, durch das Vorhandensein eigenthümlicher Drüsen charakterisirt; zahlreiche Arten, darunter etwa die Hälfte in Südafrika, die übrigen in Südamerika, Australien, Nordafrika, den wärmeren Theilen von Asien und Europa. Die abgebildeten Arten wachsen sämmtlich am Cap und zeigen verschiedene Stufen der Blattreduction.

Ps. obliqua (Fig. 48, *1*), Strauch mit lederartigen Blättern. Epidermis stark verdickt, beiderseits mit eingesenkten Spaltöffnungen. Chlorenchym auf beiden Seiten ziemlich gleich, oben etwas mehr palissadenförmig, ungemein locker. Gefässbündel mit einer Doppelgurtung aus Bastfasern.

Ps. capitata (Fig. 48, *2*), bewohnt sumpfige Wiesen, zeigt aber dabei eine Tendenz zur Verschmälerung der Blättchen; mitunter sind die Spreiten auf das Endblättchen, die obersten sogar zu Schuppen reducirt. — Die Epidermis ist wenig verdickt, das Chlorenchym normal bifacial.

Ps. pinnata (Fig. 48, *3*), Blätter gefiedert, Blättchen rinnenförmig, bifacial.

Ps. restioides (Fig. 48, *4*), wächst auf feuchten Bergwiesen, besitzt schlanke, fadenförmige Stengel und einfache, selten dreizählige, lineale Blätter und *Ochrea*-artige Stipularscheiden, welche die Hälfte der Internodien umfassen. Die Blattspreite ist isolateral gebaut, auf beiden Seiten finden sich Palissaden. Die Epidermis ist wenig verdickt, die drei Gefässbündel besitzen doppelte Bastgurtungen. Der Stengel hat eine stark verdickte Epidermis. In den wenig vorspringenden Kanten desselben liegt subepidermal ein Collenchymbündel, darunter ein Strang von Bastfasern mit sehr engem Lumen. Mit diesen Rippen alterniren flache Chlorenchymgruppen. Im Innern ein Holzring und Mark.



Fig. 48. *Psoralea. 1 Ps. obliqua; 2 Ps. capitata. 3 Ps. pinnata; 4 Ps. restioides.*

Dalea. Eine gleichfalls artenreiche Gattung, auf Amerika beschränkt und in der nördlichen Hälfte des Erdtheils überwiegend. Hier nur ein paar Beispiele von Anpassungen an sonnige, trockene Standorte.

D. Emoryi (Fig. 49, *1*). Aus Südcalifornien. Die ganze Pflanze ist mit weissem Haarfilz bekleidet, die Blätter stehen locker und

sind manchmal auf ein Fiederpaar beschränkt. — Die Blattstructur ist isolateral. Epidermis kleinzellig, die Aussenwände kaum verdickt; die meisten Zellen wachsen in ein dünnes Haar aus. Beiderseits liegen lange, dünne, ziemlich lockere Palissaden.



Fig. 49. *Dalea*. *1 D. Emoryi*; *2 D. Schottii*; *3 D. formosa.*

D. Schottii (Fig. 49, *2*). Wüstenstrauch aus Colorado mit schmalen, ungetheilten Blättern, die an den Langtrieben ziemlich entfernt, dann aber auch gebüschelt an warzenförmigen Kurztrieben stehen. Gleichfalls isolateral, die Epidermis ist kleinzellig, verdickt, trägt aber nur vereinzelte Haare. Beiderseits finden sich schmale Palissaden.

D. formosa (Fig. 49, *3*). Ein erikenartiger Strauch aus Texas, der in der Kleinheit seiner unbehaarten Fiederblätter gleichfalls eine Anpassung an dürren Standort zu erkennen giebt. Die Blättchen sind rinnenförmig. Die Epidermis ist grosszellig, aber wenig verdickt. Beiderseits Palissaden. Die Grosszelligkeit der Epidermis scheint ein Aequivalent zu bieten für die geringe Verdickung der Aussenwände.

Indigofera. Ueber 200 Arten, durch die wärmeren Länder beider Erdhälften verbreitet, am zahlreichsten in Südafrika; hier finden sich auch mancherlei xerophile Anpassungen. Es sind Kräuter oder Sträucher mit gefiederten, seltener dreizähligen oder einfachen Blättern. Die mitgetheilten Beispiele sind sämmtlich vom Cap.

I. micrantha (Fig. 50, *1*). Mag als typische Blattform von normalem Bau die Vergleichsbasis bilden.

I. procumbens (Fig. 50, *2*). Der Habitus der nichtblühenden Pflanze erinnert an *Trifolium repens*; die Spreite ist bifacial.

I. sarmentosa (Fig. 50, *3*). Dreizählige, sitzende bifaciale Blätter; die kleine Pflanze erinnert an einen Thymus.

I. brachystachya (Fig. 50, *4*). Die Blätter sind kurzhaarig, aufgerichtet, aber doch im höchsten Grade bifacial. Die Epidermis der Oberseite ist grosszellig, aussen verdickt, darunter liegen in dichten orthogonalen Reihen Palissadenzellen; die äusserste Schicht lang, die tieferen kürzer. Die Epidermis der Unterseite ist kleinzellig, verdickt, die Spaltöffnungen sind eingesenkt; darunter liegt

ein dünnes Schwammparenchym. Die Mittelrippe tritt auf der Unterseite stark hervor; unterhalb des mit nur wenigen Bastfasern ausgestatteten Gefässbündels derselben erstreckt sich farbloses Parenchym bis zur Epidermis, während an den Böschungen dieser Rippe beiderseits Palissaden auftreten.

I. complicata (Fig. 50, *5*). Ein dreizähliges, kurzhaariges Blatt mit linealen Blättchen und langem, gerieftem Blattstiel, welcher letztere zusammen mit den kantigen Internodien als Assimilationsorgan das Areal der Blättchen überwiegt. Die oberseits rinnenförmigen Blättchen besitzen isolateralen Bau. Die Epidermis ist kleinzellig, mässig verdickt; allseitig liegen Palissaden darunter. Zwischen dem medianen Gefässbündel und der Oberseite, d. h. der Sohle der Rinne, liegen nur farblose Zellen. Auch der Blattstiel ist rinnenförmig. Unter der Epidermis läuft rings eine Schicht Palissaden, sie ist nur am Kiel unterbrochen durch farbloses Collenchym. Im Innern liegen Gefässbündel mit starken Bastgurtungen, um dieselben grosszelliges, farbloses Parenchym. Der Stengel zeigt sechs Kanten. Im Grat der Kanten liegt Collenchym, darunter Bastfasern; an den Böschungen der Kanten und in den Thälern findet sich kurzzelliges Chlorenchym. Die Epidermiszellen sind von mittlerer Grösse, wenig verdickt, buckelförmig vorgewölbt. Im Innern ein Holzring und Mark.



Fig. 50. *Indigofera*. *1 I. micrantha*; *2 I. procumbens*; *3 I. sarmentosa*; *4 I. brachystachya*; *5 I. complicata*; *6 I. nudicaulis*; *7 I. juncea*.

I. nudicaulis (Fig. 50, *6*). Ein Stengelabschnitt mit zwei einfachen Blättern, die, kurzhaarig, nur an den jüngeren Theilen des gerieften Stengels vorhanden sind und frühzeitig abfallen, so dass die Hauptarbeit der Assimilation den Internodien zufällt. Das Blatt ist isolateral gebaut. Der Stengel zeigt einen ovalen Querschnitt. Die Epidermis besitzt sehr stark verdickte Aussen-

wände, unterhalb derselben erstrecken sich rings mehrere, gewöhnlich drei, farblose, dünnwandige Zellschichten, als wäre die Epidermis vierschichtig. Darunter folgt eine mehrschichtige Lage von Palissaden, von Strecke zu Strecke unterbrochen durch eine bis zur Epidermis reichende Collenchymplatte. Unter dem Chlorenchymring bemerkt man grosszelliges Parenchym und Bastgruppen, ferner den Holzring und Mark.

I. juncea (Fig. 50, *7*). Eine Pflanze mit binsenförmig-stielrunden Blättern, die morphologisch Blattstielen entsprechen, da sie (nach Fl. Cap. II, p. 168) bei jungen Exemplaren an der Spitze drei bis vier Paare von Fiederblättchen tragen. Diese Binsenblätter scheinen ganz denen von *Viminaria denudata* zu entsprechen; um eine xerophile Anpassung kann es sich nicht handeln, da die Pflanze an nassen Standorten wächst. Man wird somit an die vielen binsenförmigen Assimilationsorgane der Sumpfpflanzen unserer Flora erinnert, unter denen nur auf *Pilularia*, *Isoetes* und *Litorella* hingewiesen sein möge. — Anatomisch ist das Blatt von *I. juncea* isolateral. Die Aussenwände der Epidermis sind wenig verdickt; darunter eine ununterbrochene Schicht von Palissaden, im Innern farblose Gewebe: Gefässbündel mit weitlichtigen Fasern und etwas grosszelliges Parenchym.

Carmichaelia. Ein interessantes Genus der australischen Flora, und zwar bis auf *C. exsul* auf Neuseeland beschränkt. Nachstehend einige Beispiele.

C. exsul (Fig. 51, *1*). Einheimisch auf Lord Howe's Insel in Neusüdwales. Ein mit zahlreichen, dreizähligen, zarten Blättern bedeckter Strauch.

C. australis (Fig. 51, 2 und Fig. 52). Die Pflanze wächst häufig auf der nördlichen und der Mittelinsel Neuseelands, wird aber auch allgemein in den botanischen Gärten kultivirt[1]). Hier sind die Exemplare den grösseren Theil des Jahres hindurch blattlos und assimiliren nur mit der Oberfläche des abgeplatteten Stengels, die jungen Triebe dagegen tragen zum Theil kleine, gefiederte, früh abfallende Blätter (Fig. 51, 2). Man findet diese Laubblätter nur an den unteren Knoten der Sprosse, das unterste ist manchmal einfach oder einmal gespalten. An den oberen Knoten

1) *C. stricta* ist ein Synonym.

bildet der Vegetationspunkt dann nur ganz unscheinbare Schuppenblätter aus. Es ist aber von Wichtigkeit, dass nicht nur einzelne Sprosse solcher Pflanzen, die Laubblätter trugen, völlig blattlos bleiben, sondern dass an anderen Exemplaren kein einziges Laubblatt gefunden wird, sondern nur die minimen Schuppenblätter sich an den Knoten entwickeln. Mit den laubblatttragenden Zweigen stimmt die von Hildebrandt[1]) beschriebene Keimpflanze überein (Fig. 52). Oberhalb der Kotyledonen zeigt sich erst ein einfaches Laubblatt, dann folgen drei dreizählige, hierauf ein gefiedertes und



Fig. 51. *Carmichaelia.* *1 C. exsul; 2 C. australis; 3 C. crassicaulis.*



Fig. 52. Keimpflanze von *Carmichaelia australis* [nach Hildebrandt copirt].

1) l. c., p. 307; vergl. auch G

den Beschluss macht wieder ein dreizähliges Blatt; fortan werden nur Schuppenblätter gebildet. Dieser Typus der unvollkommenen Blattbildung ist in mehrfacher Hinsicht lehrreich. Insbesondere zeigt derselbe, dass beim Rudimentärwerden eines Organs dasselbe nicht nach und nach zur Verkümmerungsform sich umzugestalten braucht, sondern dass diese sprungweise auftreten kann. — Auf dem Querschnitt zeigt der Stengel die Figur einer flach biconcaven Linse, dazu liegen die Spaltöffnungen auf beiden Seiten durchweg quer zur Längsachse. Die Aussenwand der Epidermis ist sehr stark verdickt. Unter der ganzen Oberhaut läuft eine zartwandige, farblose Zellschicht hin, so dass man eine zweischichtige Epidermis annehmen könnte. Darunter alterniren grössere, mehrschichtige, kurzzellige Chlorenchymgruppen mit Bastbündeln, die zu einem Gefässbündel gehören; ausserdem findet sich in der Mitte jeder Chlorenchymgruppe, und zwar unmittelbar unter der Subepidermalschicht, noch eine kleine (selten zwei oder drei) von Gefässbündeln unabhängige Bastfasergruppe eingesprengt. In der Mitte des Stengels liegen Holzring und Mark[1]).

C. crassicaulis [Fig. 51, *3*][2]). Mit stielrunden, tiefgerillten Zweigen, Blätter sind unbekannt. Die Epidermis ist über den abgeplatteten Rippen sehr stark verdickt, in der flachen Sohle der haarerfüllten Rillen zartwandiger; hier liegen die Spaltöffnungen. In jeder Rippe findet sich ein T-förmiges Bastbündel, um die Rillen liegt kurzzelliges Chlorenchym; innen Holzring und Mark.

Einen eigenartigen Habitus besitzt die kleine, in den Hochgebirgen Neuseelands wachsende *C. Enysii*, eine alpine Rasenpflanze. Das in der Kieler Sammlung befindliche Exemplar zeigt einen holzigen, unterirdischen Stamm, aus dem sich in ganz dichten Büscheln die aufrechten flachen, etwa 1 mm breiten und 20 mm hohen, blattlosen Zweige erheben; nur einzelne dieser Zweige treiben Blüthen. Die Keimpflanzen dieser Art besitzen nach Goebel einfache, bald gestielte, bald stiellose Blätter. (Flora 1889, p. 33.)

Notospartium. Ein dem vorigen verwandtes, gleichfalls in Neuseeland wachsendes, monotypes Genus. In Fig. 53 ist ein Ast von *N. Carmichaeliae* gezeichnet; Laubblätter fehlen völlig, der Vegetationspunkt entwickelt nur kleine Schuppenblätter. Der Quer-

1) Vergl. auch: Pick, l. c., p. 9; Ross, l. c., p. 22.

2) Vergl.: Diels, Vegetations-Biologie von Neuseeland. Engler's Jahrb. 1896, p. 267.

schnitt des Stengels ist oval. Epidermis sehr stark verdickt, auch hier findet sich rings eine farblose Subepidermalschicht. Die Spaltöffnungen liegen quer zur Stengelachse. Grosse, mehrschichtige Chlorenchymgruppen, deren Aussenschicht etwas palissadenartig gestreckt ist, während die inneren Zellen kurz sind, alterniren mit schmalen, radial gestreckten Bastplatten; andere Bastgruppen finden sich auf der Innenseite des Chlorenchyms, beide gehören zu Gefässbündeln. Im Innern Holzring und Mark.



Fig. 53. Zweigstück von *Notospartium Carmichaeliae* mit zwei ganz jungen Sprossen, an denen die Schuppenblätter erkennbar sind.

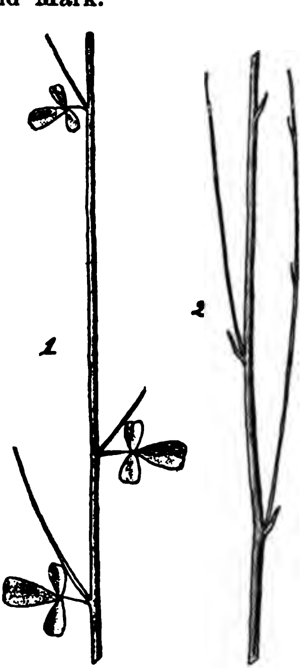


Fig. 54. *1 Colutea triphylla; 2 Eremosparton aphyllum.*

Colutea. Sträucher mit gefiederten, selten dreizähligen Blättern, im wärmeren Europa und in Asien einheimisch; *C. arborescens* ist als Zierstrauch allgemein angepflanzt. In Fig. 54, *1* ist ein Spross der am meisten abweichenden Art, *C. triphylla* aus Persien, gezeichnet. Die Blätter sind verhältnissmässig klein und stehen sehr locker an den ruthenförmigen Zweigen, deren Internodien daher einen erheblichen Antheil an der Assimilation zufällt. Der Querschnitt des Stengels ergiebt eine kleinzellige, mässig verdickte

Epidermis, darunter eine mehrschichtige, continuirliche Lage kurzzelliger Palissaden; endlich einen Holzring und Mark.

Eremosparton. Nur eine Art in Centralasien, *C. aphyllum*, von der Fig. 54, 2 eine Abbildung giebt. Die Blätter sind zu unscheinbaren Schuppen reducirt, so dass den langen, binsenförmigen Stengeln die Assimilation allein zufällt. Die Epidermis ist kleinzellig, mässig verdickt, darunter ein Chlorenchymmantel. Unterhalb des letzteren bald mehr, bald weniger vorspringende Bastbündel, dann Holzring und Mark.

Astragalus. Kräuter oder Halbsträucher mit gefiederten, sehr selten dreizähligen oder einfachen Blättern, die in Europa, Asien, Amerika und Nordafrika wachsen, der Capflora und Australien aber fehlen. Am häufigsten sind sie in den asiatischen Steppenländern; im Ganzen sind 600 Arten bekannt. Wenn wir die grossblätterigen Formen, wie die einheimischen *A. glyciphyllus* und *Cicer* als die mit den vollkommensten Assimilationsorganen ausgerüsteten ansehen müssen, so tragen die zahlreichen Steppen und Wüsten bewohnenden Arten in der Reduction der Blätter, in dem weissen Filz, der sie häufig bedeckt, sowie in den dornig erhärtenden Blattstielen alle Anzeichen einer Anpassung an Standort und Klima. In Fig. 55 sind einige Beispiele solcher reducirten Blattformen mitgetheilt.

A. horridus (Fig. 55, *1*). Aus den Hochgebirgen Persiens. Die Blättchen sind klein, einseitswendig und fallen frühzeitig ab von den sehr derben, dornigen Blattstielen, die jedenfalls einen nennenswerthen Antheil an der Assimilation nehmen; später bräunen sich diese Blattstiele und bleiben auch an den mehrjährigen Theilen des Stengels der niedrigen Alpenpflanze erhalten, welche weidenden Thieren dadurch unzugänglich sein dürfte. Der Querschnitt ergiebt, dass das einzelne Blättchen längs der Mittelrippe nach oben zusammengefaltet ist. Die Structur ist isolateral. Die Epidermis ist sehr grosszellig, wenig verdickt und trägt einzelne Haare. Beiderseits, gegen die Rinne gekehrt wie nach aussen, liegen mehrschichtige Palissaden; Stereome sind nicht vorhanden. Die Spindel des Blattes ist dagegen zum grössten Theil Stereom. Unter der kleinzelligen, mässig verdickten Epidermis liegt eine farblose Zellschicht, auf die wenige Lagen eines kurzzelligen Chlorenchyms folgen. Darunter liegt ein dichtes, compactes Gewebe von Skleren-

chymfasern mit eingesprengten, kleinen Gefässgruppen, ganz im Innern dickwandige Markzellen.

A. Capito (Fig. 55, *2*). Eine niedrige Staude aus Nordpersien, deren Blätter durch einen weissen Haarfilz geschützt sind. Die Blättchen sind gleichfalls von isolateraler Structur. Die Epidermiszellen sind ziemlich gross, wenig verdickt und tragen grossentheils Haare. Das Chlorenchym besteht beiderseits aus Palissaden. Auf der unteren Seite der Mittelrippe einige Bastfasern.

A. Kentrophyta, (Fig. 55, *3*). Dichtbeblätterte Alpenstaude aus den Hochgebirgen von Utah. Die Blätter tragen derbe, nicht abfallende, stachelspitzige Blättchen, die durch den aufgerichteten Rand oberseits eine offene Rinne bilden. Der Bau ist isolateral. Die Epidermis ist ziemlich grosszellig, Spaltöffnungen kaum eingesenkt. Auf beiden Seiten lockere Palissaden. An der unteren Seite der Mittelrippe ein starkes Bastfaserbündel.

A. subulatus (Fig. 55, *4*). Steppenpflanze des westlichen Asiens mit langen, dünnen Stengeln und linealen, kurzhaarigen Blättchen von isolateralem Bau. Die oberseits rinnenförmige Blattspindel besitzt eine kleinzellige, wenig verdickte Epidermis und drei Gefässbündel mit starken Bastgurtungen, die durch grosse, farblose Zellen verbunden sind. Unter der Epidermis liegen mehrschichtige Palissaden, an den Flügeln am längsten, kurz in der Rinne und unter der Mittelrippe.

A. Candolleanus (Fig. 55, *5*). Niedrige, auf Felsboden in Persien wachsende Staude mit ungetheilten aber zarten Blättern.



Fig. 55. *Astragalus. 1 A. horridus; 2 A. Capito; 3 A. Kentrophyta; 4 A. subulatus; 5 A. Candolleanus.*

Die weit verbreitete Tribus der Hedysareen umfasst zahlreiche Gattungen und Arten, krautartige Gewächse wie Holzpflanzen. Die Blätter sind typisch unpaar gefiedert, selten einfach. Im Folgenden kann nur auf ganz wenige Beispiele eingegangen werden, in welchen der assimilirende Apparat der Pflanze bemerkenswerthe Abweichungen darbietet. In zahlreichen Gattungen finden sich Wüstenformen, bei verschiedenen Arten eine Hinneigung des Habitus

zu *Genista* und *Spartium*, doch habe ich mich auf das wenige Angeführte beschränkt, um nicht zu viele Wiederholungen noch dazu an weniger ausgeprägten Typen zu bringen.

Desmodium. Die Gattung umfasst über 100 in den Tropen verbreitete Arten mit meistens gefiederten Blättern.

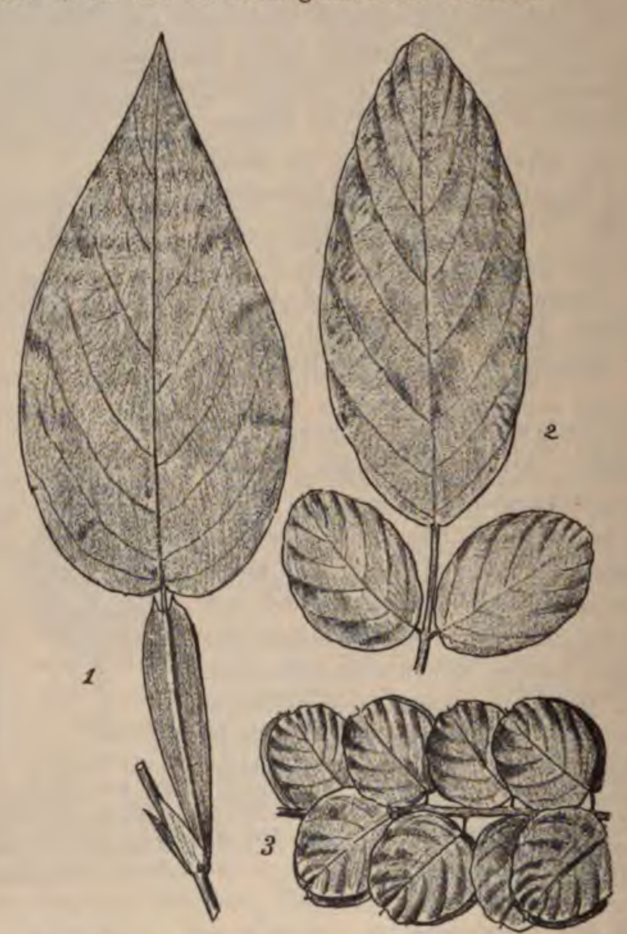


Fig. 56. *1* Blatt von *Desmodium triquetrum*; *2* Laubblatt, *3* Hochblätter von *D. pulchellum*.

D. triquetrum aus Ostindien (Fig. 56, *1*). Grosse einfache Blätter, die mir darum bemerkenswerth erschienen, weil in der Bildung von Laminarflügeln am Blattstiel eine beachtenswerthe Erweiterung der Assimilationsfläche hervortritt. Das Chlorenchym

sowohl der Lamina wie des Blattstielflügels ist ausgesprochen bifacial gebaut.

D. pulchellum (Fig. 56, *2, 3*). In *2* ist ein Laubblatt gezeichnet, in *3* ein Stück eines der langen, mit gepaarten Hochblättern besetzten Blüthensprosse. Die Hochblätter entsprechen den Seitenblättchen des Laubblatts, dessen Endblättchen zu einer kleinen Spitze reducirt ist. Die assimilirende Fläche wird somit bei dieser Art auf eine andere Weise vergrössert, als bei der vorigen. Blätter wie Hochblätter sind bifacial gebaut.

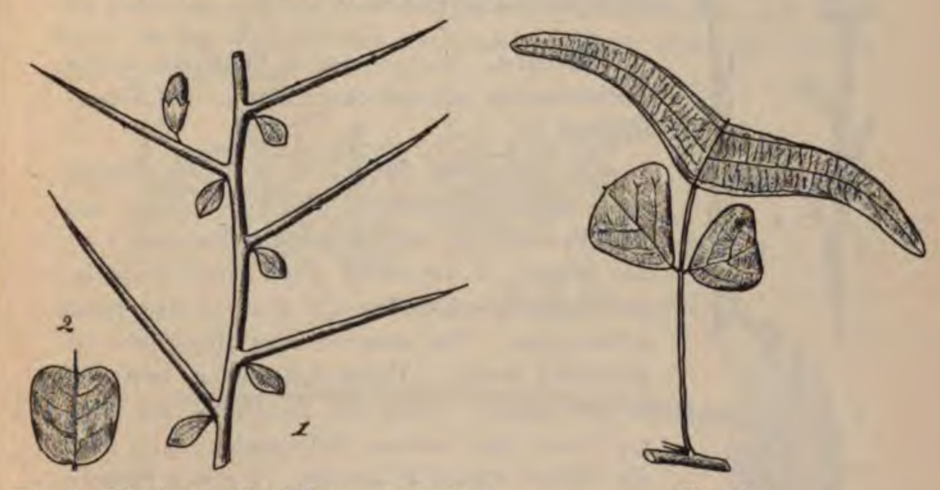


Fig. 57. *1* Zweig von *Alhagi Maurorum*, mit einer Blüthenknospe; *2* Blättchen von *Pictetia aristata*.

Fig. 58. Dreizähliges Blatt von *Lourea Vespertilionis*.

Alhagi. Wenige, einander nahe verwandte Arten des Orients, Wüstenbewohner mit dornigen Kurztrieben und einfachen Blättern; auf Stengel und Dornen entfällt ein grösserer Theil des assimilirenden Areals als auf die Blätter. In Fig. 57, *1* ist ein Stück von *A. Maurorum* gezeichnet. Das Blatt ist bifacial; unter der mässig verdickten Epidermis der Dornen liegt eine farblose Zellschicht, darunter ein geschlossener Gürtel von Palissaden, erst auf diesen folgen Bastfasern und der Holzkörper[1]).

Pictetia. Wenige Arten im tropischen Amerika mit gefiederten Blättern und stachelspitzigen Blättchen. Ein solches Blättchen von *P. aristata* wurde wegen dieser Stachelspitze in Fig. 57, *2* gezeichnet.

1) Vergl. auch Volkens, l. c., p. 29. — Schube, l. c., p. 11.

Lourea. Wenige Arten des tropischen Asiens und Australiens. In Fig. 58 wurde ein Blatt von *L. Vespertilionis* gezeichnet wegen der seltsamen Gestalt des Endblättchens, das wie auch die Seitenblättchen bifacial gebaut ist. Die Keimpflanze dieser eigenthümlichen Hedysaree wurde von Lubbock (l. c., I, p. 436) beschrieben und abgebildet. Auf die Kotyledonen folgen erst einfache Blätter, die sich transversal zum Blattstiel immer mehr verbreitern und dem Endblättchen entsprechen. Die Seitenblättchen treten erst spät auf und können ganz ausbleiben.



Fig. 59.
1 Hallia alata; a unterer, *b* oberer Theil eines Stengels; *2 H. asarina.*

Hallia. Sechs Arten in Südafrika, kleine Halbsträucher mit einfachen Blättern und Nebenblättern.

H. alata (Fig. 59, *1a* u. *b*). Die Stengel sind etwas abgeplattet, die Nebenblätter mit dem Blattstiel zu einer Scheide verbunden; *a* ist der untere, *b* der obere Theil eines Stengels; an letzterem schwinden die Blattspreiten nicht selten ganz. Die rinnenförmige Blattfläche ist isolateral gebaut, Palissaden finden sich auf beiden Seiten. Unter der Epidermis des Stengels liegt eine farblose Zellschicht, dann folgt ein Gürtel kurzer Palissaden, der von Strecke zu Strecke durch farblose Zellen unterbrochen wird, die über Bastbündeln liegen. Während diese Art sich dem *Spartium*-Typus nähert, aber auch an *Polygonum aviculare* erinnert, verhält sich die in Fig. 59, *2* gezeichnete *H. asarina* durch die breiten Blätter und die freien Stipulä ganz abweichend.

V. Vicieen. Phaseoleen. Dalbergieen. Sophoreen. Caesalpiniaceen.

Die Tribus der Vicieen umfasst nur die Gattungen *Cicer, Vicia, Lens, Lathyrus, Pisum* und *Abrus*. Es besteht in ihr eine Tendenz zur Ausbildung von Kletterranken; in den einzelnen Gattungen finden sich aber durchweg Arten mit aufrechten, ranken-

losen Stengeln neben Kletterern. Die Blätter sind typisch gefiedert und mit grossen Nebenblättern versehen, doch kommen bemerkenswerthe Abweichungen davon vor. Die Kotyledonen bleiben bei der Keimung in der Samenschale stecken. — Die Vicieen finden sich in allen Erdtheilen und sind mit Ausnahme des auch durch windende Stengel abweichenden *Abrus* krautartige Gewächse. Nachstehend einige Beispiele morphologisch interessanter Formen.

Cicer. Pflanzen des Mediterrangebietes und Südwestasiens, mit gefiederten Blättern und typisch breiten Blättchen; der Regel nach ist ein Endblättchen vorhanden. Einige besondere Formen sind die folgenden.



Fig. 60.
Cicer. 1 C. oxyodon; 2 C. tragacanthoides; 3 C. subaphyllum.

C. oxyodon (Fig. 60, *1*). Eine ansehnliche Pflanze aus dem nördlichen Persien, deren Blattspindeln in eine einfache Wickelranke endigen. Die Blättchen sind bifacial gebaut, die Gefässbündel mit starken Doppelgurtungen aus Bast versehen.

C. tragacanthoides (Fig. 60, *2*). Im südlichen Persien. Die Blättchen sind ausserordentlich klein und stehen spärlich an den oft langen, dornspitzigen, binsenförmigen Blattspindeln. — Die Epidermis der Blättchen ist kleinzellig (oberseits sind die Zellen etwas grösser), aussen wenig verdickt; Spaltöffnungen finden sich auf beiden Seiten, sie sind nicht eingesenkt. Die Gefässbündel besitzen sehr starke Bastbündel auf der Unterseite, schwächere auf der Oberseite. Die Oberseite zeigt lockere Palissaden, die Unterseite ein Schwammparenchym, dessen Zellen theilweise auch

palissadenförmig gestellt sind. — Die Spindel ist nahezu stielrund, unter der kleinzelligen, wenig verdickten Epidermis findet sich eine mehrschichtige Palissadenlage, die auf der Oberseite am mächtigsten ist. Darunter ein Gürtel aus Sklerenchymfasern mit eingesprengten Gefässbündeln; im Innern Mark.

C. subaphyllum (Fig. 60, *3*). Gleichfalls aus Südpersien, besitzt den Habitus eines blattlosen Dornstrauchs. Die Blattspindeln sind sehr kräftig, sie laufen in eine hakenförmig gebogene Dornspitze aus; die Blättchen sind zu hakenförmigen Dornen reducirt. In den Achseln der Blätter stehen gerade Dornen. Der Querschnitt einer Spindel zeigt eine kleinzellige Epidermis mit relativ stark verdickten Aussenwänden, darunter wenige Schichten eines kurzzelligen Chlorenchyms, dann Bastfasern, Gefässbündel, Mark.

Vicia. Eine geographisch weit verbreitete, in ihren 100 Arten aber morphologisch eintönige Gattung, deren Fiederblätter gewöhnlich eine getheilte Wickelranke tragen, die an Stelle eines Endblättchens die Blattspindel fortsetzt. Diesen Blattranken entsprechen kletternde Stengel, während die Arten mit aufrechtem Stengel, *V. narbonensis, Faba* und *unijuga*, an Stelle der Ranke nur ein kurzes Spitzchen zeigen.

Zu den Arten ohne eigentliche Ranke gehört auch die in Fig. 61 abgebildete *V. ciceroidea* aus Persien, die noch dadurch bemerkenswerth wird, dass an manchen Sprossen die Blätter in hohem Grade verkümmern. In Fig. 61 ist *a* ein Stengelstück mit einem wohlausgebildeten Blatt; an der Basis stehen zwei halbpfeilförmige Nebenblätter, die Spindel trägt vier Paar Blättchen, sie selbst läuft in eine Hakenspitze aus. *b* ist ein Blatt, dessen Spindel noch fast so lang ist wie in *a*, aber nur drei einzeln stehende Blättchen trägt; die Nebenblätter werden schmäler und verlieren die pfeilförmige Basis. *c* ist dem mittleren Theil eines Sprosses mit verkümmerten Blättern entnommen. An dem oberen Blatt tragen die Nebenblätter noch den Pfeilzahn, die Spindel ist aber auf eine hakenförmig nach unten gebogene Spitze reducirt, an der seitlich ein einziges, ganz winziges Blättchen sitzt; das untere Blatt besteht nur aus einer aufrechten Spitze ohne Blättchen und den beiden Nebenblättern.



Fig. 61.
Vicia ciceroidea.

Lathyrus. Die Gattung umfasst gleichfalls etwa 100 Arten, ist aber morphologisch weit interessanter als *Vicia;* hauptsächlich auf der nördlichen Halbkugel verbreitet, doch auch in Südamerika und Centralafrika. Die Spindel der gefiederten Blätter läuft bei den Arten des Subgenus *Orobus* in eine gerade Spitze, bei den typischen *Lathyrus*-Arten in eine zertheilte Wickelranke aus; die Mehrzahl dieser letzteren Arten besitzt ausserdem geflügelte Blattstiele und Stengel. Endlich giebt es einige Arten mit ganz eigenthümlichen Reductionen der Blätter.

L. sativus (Fig. 62) aus Südeuropa. Der Stengel ist zweiflügelig. Das Blatt besitzt einen dreikantigen, wenig geflügelten Stiel, der sich in eine lange, mehrfach getheilte Ranke fortsetzt und seitlich zwei lanzettliche Blättchen trägt. An der Basis des Blattstiels befinden sich zwei ansehnliche, unsymmetrische, halbpfeilförmige Nebenblätter. — Der Querschnitt eines Blättchens ergiebt bifaciales Chlorenchym, oben lockere Palissaden, unten kurzzelliges Schwammparenchym;

Fig. 62. *Lathyrus sativus.*



Fig. 63. Keimpflanzen.
1 von *Lathyrus Aphaca; 2* von *L. sativus.*

die Nebenblätter sind gleichfalls bifacial gebaut. Unter der Epidermis der Stengeloberfläche liegen 2–3 Schichten rundlicher Chlorenchymzellen, die gleichen Zellen erfüllen in 5—6 Schichten das Innere der Flügel. — Der untere Theil einer ganz jungen Pflanze von *L. sativus* ist in Fig. 63, 2 gezeichnet. Bei *a* das unterste, auf die

Kotyledonen folgende Blatt; es ist ein schuppenförmiges Niederblatt mit drei Zähnen, deren mittlerer dem Hauptblatt, deren beide seitliche den Nebenblättern morphologisch entsprechen. Das nächst höhere Blatt ist auch noch sehr unvollkommen; die Nebenblätter sind verhältnissmässig gross, das Hauptblatt sitzend, lanzettförmig, klein. Das oberste Blatt der Figur ist ein weiter entwickeltes Uebergangsblatt, hier hat das Hauptblatt sich bereits differenzirt in den Stiel, die Seitenblättchen und eine Endspitze, an deren Stelle bei den höheren Blättern die Wickelranke tritt.

L. Clymenum (Fig. 64). Aus dem Mittelmeergebiet. Im oberen Theil der Sprosse findet man gefiederte Blätter mit 2—3 Blättchenpaaren, einer zertheilten Ranke und zwei lanzettlichen Nebenblättern; Blattstiel und Stengel sind geflügelt; in Fig. 64, *3* ist der Ansatz eines solchen Blattes an den Stengel gezeichnet. Die untersten Blätter eines Stengels sind kleine lanzettliche Schuppen, die sich in schrittweisem Uebergang zu einfachen, lanzettlichen Laubblättern mit verlängerter, hakenförmig gekrümmter Spitze erweitern (Fig. 64, *1* das untere Blatt); die Blattfläche dieser letzteren geht ohne Bildung von Nebenblättern in den Stengelflügel über, während die ersten, auf die Kotyledonen folgenden kleinen Blätter einige Millimeter oberhalb ihrer Basis gewöhnlich ein Paar Zähnchen tragen, die als rudimentäre Nebenblätter zu deuten sind. — Dann folgt ein Uebergangsblatt, wie es in Fig. 64, *1* oben gezeichnet wurde, indem unterhalb der sich mehr und mehr rankenförmig verlängernden Spitze ein Blättchenpaar auftritt; es ist danach evident, dass das ungetheilte Erstlingsblatt dem Blattstiel eines gefiederten Blattes morphologisch gleichwerthig ist, nach der üblichen Nomenclatur also als Phyllodium bezeichnet werden kann. Darauf folgen Blätter, wie das in Fig. 64, *2* dargestellte mit zwei Paar Blättchen und getheilter Ranke, doch noch ohne Nebenblätter; an höher stehenden tritt dann erst ein, später ein zweites, noch sehr kleines, lineales Nebenblatt auf, und zuletzt wird die typische Blattgestalt (Fig. 64, *3*) erreicht. — Die anatomische Untersuchung der vollkommensten Blätter zeigt Uebereinstimmung mit *L. sativus*: die Blättchen besitzen bifaciales Chlorenchym. Im Blattstiel findet sich oben eine Schicht kürzerer, lockerer Palissaden, das Schwammgewebe der Unterseite ist dichter als im Blättchen. Im Stengel liegen unter der Epidermis 2—3 Schichten rundlicher Chlorenchymzellen, in den Stengelflügeln sind 7—8 solcher Schichten vorhanden, von denen im oberen Theil der Internodien die sub-

epidermale Schicht sich etwas palissadenartig streckt, und zwar werden diese unvollkommenen Palissaden auf derjenigen Seite, die



Fig. 64. *Lathyrus Clymenum.*

der Oberseite des nächst höheren Blattes entspricht, etwas länger als die der Gegenseite.

L. Ochrus (Fig. 65). In Südeuropa einheimisch, der vorigen Art nahestehend und durch sie mit *L. sativus, silvestris* u. s. w. morphologisch verbunden. Man könnte sagen, dass *L. Ochrus* nur die unvollkommeneren Blatttypen von *L. Clymenum* durchläuft, ohne den in Fig. 64, *3* dargestellten Typus zu erreichen.

Fig. 65, *1* ist eine Keimpflanze von *L. Ochrus*[1]), deren Kotyledonen unentfaltet geblieben sind. Auf sie folgt ein kleines, schuppenförmiges Niederblatt, an dessen Basis ein oder zwei unscheinbare Zähnchen als Rudimente von Nebenblättern bald vorhanden sind, bald fehlen. Das zweite Blatt verhält sich ebenso. Dann werden die Blätter allmählich grösser, laubblattartig, ohne ihre Form zu ändern; an diesen grösseren Blättern fand ich keine Spur mehr von Nebenblattrudimenten. Ihre Form ist lanzettlich, die Spitze verlängert sich mehr und mehr, um zuletzt in eine kurze hakenförmig gekrümmte Ranke auszulaufen. Höher hinauf am Stengel findet man Blätter mit zwei Spitzen und zwei Ranken, dann mit drei Spitzen und drei Ranken (Fig. 65, 2). Die Basis dieser Blätter geht über in die Flügel des Stengels. An den höheren der so gestalteten Blätter oder Phyllodien erscheinen auch wieder Nebenblattrudimente als basale Zähnchen, an den obersten Blättern endlich treten, während die Ranke sich verzweigt, auch Blättchen auf, Fig. 65, *3, 4,* womit an den von mir untersuchten Pflanzen die Entwickelung ihren Abschluss erreichte. — Die Blättchen zeigen im Querschnitt ein ausgeprägt bifaciales Chlorenchym, während in dem breiten Blattstiel der Gegensatz von Ober- und Unterseite durch Verkürzung der Palissaden ein weniger scharfer wird. Die Stengelflügel sind isolateral, von 4—5 Schichten kurzer, grüner Zellen erfüllt, während unter der Epidermis des nicht flügeltragenden Theils des Stengels zwei bis drei solcher Schichten liegen.

L. Nissolia (Fig. 66). Mittel- und Südeuropa. Diese Art besitzt einen höchst eigenthümlichen Habitus, da sie nur aufgerichtete, grasartige Blätter mit zwei borstlichen Nebenblättern an der Basis trägt, die mit den unteren Blättern von *L. Clymenum* und *Ochrus* übereinstimmen und darum auch als Phyllodien bezeichnet werden. Sie entsprechen verbreiterten Blattstielen, an denen niemals auch nur Rudimente von Fiederblättchen auftreten. Ihr Bau ist isolateral,

———

1) Vergl. auch: Irmisch, Ueber *Lathyrus Aphaca, Nissolia* und *Ochrus* in Flora 1855, p. 627. — Kaufholz, l. c., p. 27. — Goebel in Flora 1889, p. 31.

unter jeder Epidermis liegt eine kurze Palissadenschicht, im Innern 2—3 Schichten kurzer Chlorenchymzellen. — Von den beiden schuppenförmigen Niederblättchen der Keimpflanze [1]) ist das unterste ganzrandig, das zweite an einer oder an beiden Seiten mit einem Zähnchen versehen; dann folgen die Laubblätter.



Fig. 65. *Lathyrus Ochrus.* Fig. 66. *Lathyrus Nissolia.*

L. Aphaca (Fig. 67). Wohl die merkwürdigste von allen Arten. Wenn wir von den Keimpflanzen absehen, so ist am unteren Theil der Sprosse das Hauptblatt in allen seinen Theilen bis auf ein rudimentäres Spitzchen verkümmert, und die grossen, paarweise einander gegenüberstehenden, spiessförmigen, symmetrischen Nebenblätter sind das alleinige Assimilationsorgan. An den mittleren und oberen

1) Vergl.: Irmisch, l. c. — Lubbock, On Seedlings, I, p. 437.

Blättern der Sprosse tritt das Hauptblatt wieder hervor, doch es ist reducirt auf eine unverzweigte Wickelranke. Allein an der Keimpflanze[1]) (Fig. 63, *1*; p. 545) ergiebt sich der Zusammenhang mit den typischen *Lathyrus*-Arten. In unserer Abbildung ist bei *a* ein kleines, auf die Kotyledonen folgendes Niederblatt gezeichnet; dasselbe zeigt drei Spitzen, von denen die mittlere als Hauptblatt, die beiden seitlichen als Nebenblätter anzusehen sind. Dann folgen zwei Laubblätter, die morphologisch vollkommensten, welche die Pflanze hervorbringt. Sie bestehen aus einem Blattstiel, einem Paar Fiederblättchen und zwei unsymmetrischen, halbpfeilförmigen Nebenblättern; zwischen den Blättchen endigt der Blattstiel in eine kurze Spitze, die nach unten gebogen und in der Zeichnung daher nicht sichtbar ist. Die nächst höheren Blätter bestehen nur aus Nebenblättern, die aber noch unsymmetrisch gebildet sind, das Hauptblatt ist unvermittelt auf ein ganz winziges, zwischen den Nebenblättern vorborgenes Spitzchen reducirt worden. Die Nebenblätter werden dann allmählich symmetrisch, und etwa bei dem sechsten Nebenblattpaar wächst das kleine Rudiment des Hauptblattes plötzlich zu der langen Ranke aus. — Anatomisch sind die



Fig. 67. *Lathyrus Aphaca.* *b* Blüthe; *r* Ranken.

---

1) Vergl.: Irmisch, l. c. — Hildebrandt, l. c., p. 328. — Goebel in Botan. Zeitung 1880, p. 836.

Nebenblätter von *L. Aphaca* bifacial gebaut, unter der Epidermis der Oberseite liegt eine Schicht kurzer Palissaden, auf der Unterseite finden sich rundliche Schwammzellen. — — —

Unter den Vicieen sind xeromorphe Umbildungen des assimilirenden Apparats selten; ausgeprägt treten sie hervor in zwei der vorstehend besprochenen Arten von *Cicer*, die unzweifelhaft als Anpassungen an Dürre von Boden oder Klima aufgefasst werden dürfen. Auch *Vicia ciceroidea* gehört vielleicht zu den xerophilen Pflanzen, doch habe ich Notizen über den Standort derselben nicht aufzufinden vermocht. Die Pflanze ist interessant, weil sich bei ihr die Verkümmerung des Blattes gleichsam im Fluss befindet, indem einzelne Individuen wohl ausgebildete, andere, ja auch nur andere Zweige, ganz reducirte Laubblätter tragen. Man könnte glauben, es sei eine in der Umgestaltung begriffene Art; beweisen lässt sich das allerdings nicht. Auch die Hakenspitze der Blattspindel ist vermuthlich als phylogenetischer Rest einer Ranke anzusehen und nicht etwa als der Anfang einer solchen, obgleich wir nicht zweifeln können, dass der erste Schritt zur Rankenbildung der Vicieen in ähnlichen Greif- und Klimmhaken bestanden haben muss. Aus solchen Anfängen würde nach der Selectionstheorie sich die Entwickelung einer vollkommenen Ranke ohne besondere Schwierigkeit ableiten lassen.

Ein mehrseitiges Interesse erwecken die morphologischen Verschiedenheiten innerhalb der Gattung *Lathyrus*.

Was zunächst die flügelförmige Erweiterung der Stengeloberfläche bei zahlreichen Arten anlangt, so haben wir dieselbe gewiss nicht als eine xerophile Anpassung zu deuten. Dagegen spricht schon das Vorkommen, der Standort sowie die Thatsache, dass diesen Flügelbildungen (z. B. bei *L. silvestris* und *latifolius*) keineswegs Blattspreiten von geringer Flächenausdehnung entsprechen; sind auch nur zwei Blättchen vorhanden, so sind dieselben gewöhnlich recht ansehnlich. In den Flügelkanten des Stengels haben wir einfach eine Erweiterung des assimilirenden Areals der Pflanze zu erblicken, und von einer Compensationserscheinung kann höchstens insofern die Rede sein, als der obere Theil des Blattes zur Ranke metamorphosirt ist, hier also immerhin Seitenblättchen wegfallen, für die der geflügelte Stengel Ersatz leistet.

Die fünf oben geschilderten einjährigen Arten von *Lathyrus* sind aber noch in anderer Richtung bemerkenswerth.

Wenn wir von dem isolirt stehenden *L. Aphaca* absehen, so bilden die vier übrigen Arten eine Reihe, in welcher *L. sativus* die vollkommenste, *L. Nissolia* die unvollkommenste Ausbildung des Laubblattes aufweist. Bei letzterem sind die Nebenblätter verkümmert, die Spreite im morphologischen Sinne und mit ihr die Ranke sind vollständig abortirt; dafür hat der Blattstiel eine spreitenartige Gestalt angenommen. Eine xerophile Anpassung ist darin nicht zu sehen; vermuthlich würde dann das Phyllodium von *L. Nissolia* vertical stehen, doch auch die Zartheit aller Gewebe spricht dagegen. Eine lebhafte, im Banne der Selectionslehre stehende Phantasie könnte bei Betrachtung der Blätter von *L. Nissolia* eher an eine Mimicry in Bezug auf Wiesengräser denken; allein wollte man einem solchen Gedanken ernstlich Raum geben, so müsste erst der Nachweis erbracht werden, dass *L. Nissolia* eine Delicatesse für Thiere bildet, die keine Wiesengräser fressen, so dass er sich mit Erfolg unter letzteren verstecken kann; bekanntlich werden aber gerade die Wiesengräser von den pflanzenfressenden Thieren mit Vorliebe verzehrt.

Immerhin ist es verlockend, für die Reihe: *L. sativus, Clymenum, Ochrus* und *Nissolia* die Frage des phylogenetischen Zusammenhangs zu erwägen.

Mit Recht hat schon Schäffer[1]) betont, dass auch in der Blattentwickelung ein Hilfsmittel zur Erkenntniss der Stammesgeschichte erblickt werden muss. Auch wird man im Allgemeinen der Anschauung dieses Autors wohl zustimmen können[2]), dass die Basis des Sprosses die phyletisch ältesten Charaktere zeigt, die Spitze die jüngsten. Mit um so grösserer Vorsicht ist aber der folgende, l. c., p. 37 ausgesprochene Satz Schäffer's zu benutzen: „Wenn die Primärblätter von den Normalblättern abweichen, dann giebt die Blattreihe des Hauptsprosses bis zur Erzeugung des Normalblattes ein Abbild der phyletischen Entwickelung der betreffenden Laubblattform. Hierbei sind ausgenommen diejenigen Fälle, in denen die Primärblätter besonderen Fnnctionen angepasst respective durch äussere Einflüsse in ihrer Entwickelung auf einem ganz unausgebildeten Stadium zurückgehalten sind.“ *Lathyrus Clymenum* und *Ochrus* dürften sich diesem Satze kaum fügen.

1) l. c., p. 30.
2) l. c., p. 38.

Wenn wir uns einen Urlathyrus vorstellen wollen, so wird derselbe vermuthlich einen nicht kletternden Stengel und unpaarig gefiederte Blätter mit Nebenblättern und einem Endblättchen gehabt haben. *L. cyaneus* besitzt heute noch Endblättchen. Im Laufe der Phylogenese sind einzelne Theile des Blattes verkümmert, während andere, z. B. die Nebenblätter, sich abnorm vergrössern konnten, im Extrem bei *L. Aphaca*. So schwand zuerst das Endblättchen zu einer Spitze zusammen, aus der sich die Ranke entwickelte; es konnte aber auch die ganze Spreite zu Grunde gehen (*L. Nissolia*). In den Gattungen *Cicer* und *Vicia* muss ein ähnlicher phylogenetischer Process sich vollzogen haben, wenn auch nicht zu solchen Extremen führend wie bei *Lathyrus*; bei *Cicer* besitzen heute noch die meisten Arten Endblättchen, bei *Vicia* wenigstens vereinzelte Species, namentlich an den untersten Blättern. Die rankentragenden Vicieen sind also jüngeren und zwar polyphyletischen Ursprungs, ein Anzeichen dafür, dass in den Urtypen der Tribus eine Tendenz zum Verkümmern der Endblättchen und zur Bildung reizbarer Blattspitzen mit der Befähigung zur Verlängerung in Ranken bestanden haben muss. Die Vorläufer der Ranken dürften Greifhaken gewesen sein.

Hauptblatt und Nebenblätter des Urlathyrus kamen auch in den auf die Kotyledonen folgenden Niederblättern desselben zum Ausdruck, und diese letzteren haben sich in grosser Conformität wohl auf alle Lathyri vererbt, da sie bei den von einander abweichendsten Arten in ähnlicher Gestalt wiederkehren. In diesen dreizackigen Niederblättern ist ein von den Vorfahren überkommenes Merkmal von den verschiedensten Arten festgehalten worden. Im übrigen hat aber die Abänderung seltsame Zickzackwege eingeschlagen. Man könnte sagen, *L. Clymenum* und *Ochrus* seien geeignet, das sogenannte biogenetische Grundgesetz zu widerlegen, wenn es einer solchen Widerlegung noch bedürfte. Freilich machen die Anhänger dieses angeblichen Gesetzes es sich leicht, indem sie in Fällen, wo es nicht zutrifft, behaupten, die Natur habe die Erscheinungen „gefälscht“. Dass *L. Clymenum* von einer Art abstammen müsse, welche nur Phyllodien, wie *L. Nissolia* besass, weil die ontogenetisch früheren Blätter von *L. Clymenum* ähnliche Phyllodien sind, wie die von *L. Nissolia*, wird gewiss Niemand behaupten wollen. Aber die genannten Arten von *Lathyrus* sind höchst lehrreich. Sie zeigen bald schrittweise, bald sprungweise Variation in der ontogenetischen Folge der Blätter am Spross,

sowie Schwinden und Wiederauftreten eines Organs in verschiedenen Stockwerken desselben (Nebenblätter). Zudem herrscht bei einigen, wie bei *L. Clymenum* und *Ochrus*, eine beachtenswerthe Inconstanz in den Merkmalen, so dass die Individuen manchmal nicht unerheblich von einander abweichen in der Ausgestaltung ihrer Blattgebilde. Das morphologische Gleichgewicht scheint bei diesen Pflanzen ein ziemlich labiles zu sein, wenigstens in Bezug auf gewisse Organe, und dürften sie sich daher zur experimentellen Prüfung der Bedingungen der Variationen vor anderen eignen. Doch bin ich überzeugt, dass keine dieser Arten von einer anderen lebenden und bekannten Art abstammt, sondern dass alle vier Endglieder phylogenetischer Entwickelungsreihen sind, deren Phylembryonen zu Grunde gingen.

Die Phaseoleen sind typisch windende Kräuter, selten strauchig oder aufrecht. Blätter meist dreizählig, seltener gefiedert oder einfach. Ausgezeichnet sind die Blätter durch die starke Entwickelung der Gelenkpolster, die eine vergleichend-morphologische Prüfung der ganzen Gruppe lohnend erscheinen lässt; hier soll, wie in der ganzen Arbeit, auf Gelenkpolster nicht eingegangen werden. Ich beschränke mich darauf, in nebenstehender Fig. 68 eine Abbildung der Laubblätter von ***Clitoria heterophylla*** aus Ostindien zu geben, welche durch ihre Heterophyllie bemerkenswerth ist; *a* ist ein oberes, *b* ein mittleres, *c* ein unteres Laubblatt des windenden Stengels.

Die Dalbergieen sind aufrechte oder windende Sträucher oder Bäume, gewöhnlich mit gefiederten, lederartigen Blättern; sie finden sich in den tropischen und subtropischen Theilen der Erde. Ich führe hier nur die als Ausnahme vom Typus zu betrachtende Gattung ***Neobaronia*** aus Madagaskar an, von welcher die Species *phyllanthoides* in Fig. 69 abgebildet wurde. Das Genus entbehrt der Laubblätter gänzlich und assimilirt nur mit der Rinde des plattgedrückten, an *Templetonia*- und *Carmichaelia*-Arten erinnernden Stengels. Der anatomische Bau der blattartig-dünnen Zweige ist isolateral. Epidermis kleinzellig, stark verdickt; darunter liegt ein continuirliches, kurzzelliges Chlorenchym, dann folgen Gruppen von

Bastfasern und von Holzfasern, die Holzfasern der gegenüberstehenden Gefässbündel sind einander so genähert, dass dazwischen nur eine dünne Markschicht übrig bleibt.

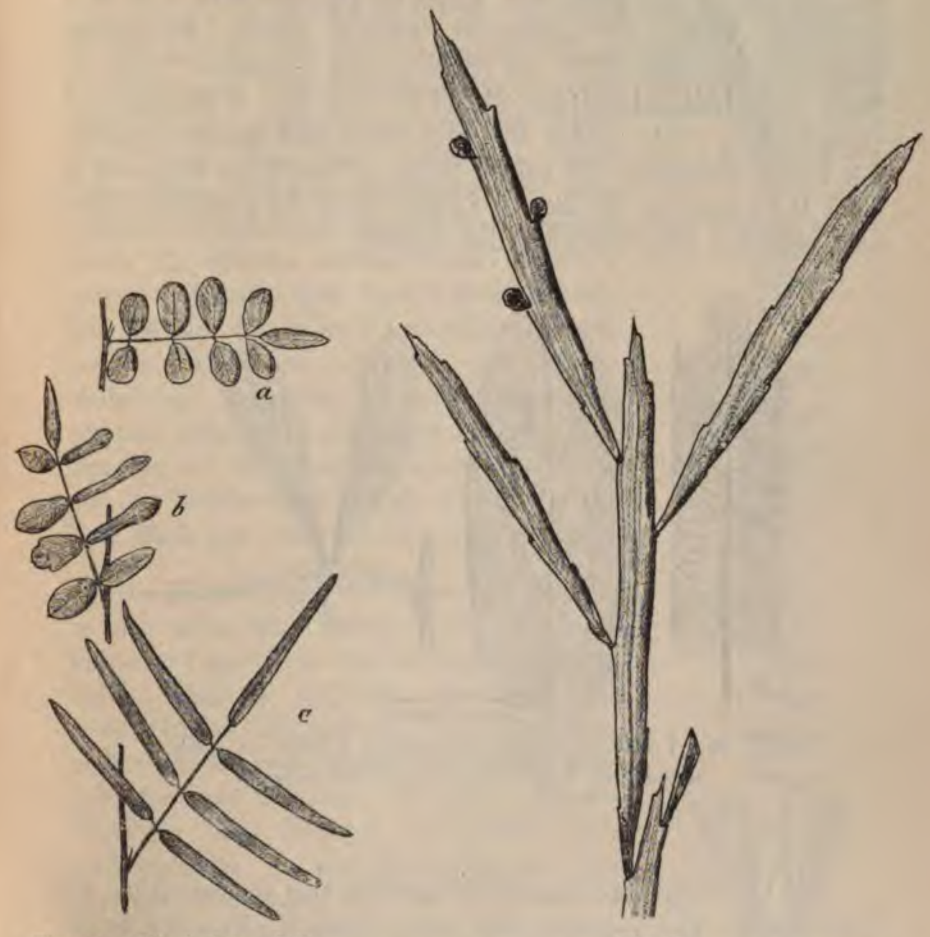


Fig. 68. *Clitoria heterophylla.* *a* oberes, *b* mittleres, *c* unteres Blatt eines Stengels.

Fig. 69. *Neobaronia phyllanthoides;* ein Zweig trägt Blüthenknospen.

Die Sophoreen sind Bäume oder Sträucher der wärmeren Erdstriche mit gefiederten Blättern; selten ist die Spreite einfach. Sie stimmen mit den Podalyrieen darin überein, dass ihre Staubfäden nicht verwachsen sind, stehen im Uebrigen aber dieser Tribus

wohl ziemlich fern und verbinden eher die Papilionaceen mit den Caesalpiniaceen. Ich beschränke mich auf ganz wenige Beispiele.

In Fig. 70 ist *1* ein Blatt von ***Sophora microphylla*** aus Neuseeland; *2* ein Blatt von ***Baphia polygalacea*** aus dem tropischen Afrika; die ungetheilte, bifacial gebaute Blattspreite hängt mit dem Stiel durch ein Gelenkpolster zusammen. *3* ist ein Blatt von ***Ammodendron Sieversii*** aus den Wüstengebieten Centralasiens. Die beiden Seitenblättchen sind isolateral gebaut mit kurzen Palissaden auf beiden Seiten, während der Blattstiel in einen Dorn ausläuft, der wie der Stengel unter der Epidermis einen continuirlichen Chlorenchymmantel enthält.



Fig. 70. *1* Blatt von *Sophora microphylla; 2* Blatt von *Baphia polygalacea; 3* Blatt von *Ammodendron Sieversii.*

Die Caesalpiniaceen sind bekanntlich eine umfangreiche, den Papilionaceen gleichwerthige und nahe verwandte Familie, welche phylogenetisch unzweifelhaft mit jener einer gemeinsamen Basis entsprossen ist. Wir finden die Caesalpiniaceen in der Gegenwart über die wärmeren Zonen des Erdballs verbreitet, wenige Arten, wie z. B. diejenigen von *Cercis*, wachsen noch in kälteren Ländern. Die Blätter sind typisch gefiedert, weit seltener einfach (*Cercis*); es steht zwischen dem gefiederten und dem ungetheilten Blatte die eigenthümliche Zwischenform des *Bauhinia*-Blattes. Ich beschränke mich im Folgenden auf wenige Fälle, die mir besondere Beachtung zu verdienen scheinen.

Parkinsonia. *P. aculeata* (Fig. 71) ist ein südamerikanischer, in den Tropen vielfach angepflanzter Baum. Die Blätter tragen im Frühsommer zahlreiche kleine Fiederblättchen an der abgeplatteten Spindel; später fallen diese Blättchen ab, und die Oberfläche der Spindel functionirt dann als alleiniges Assimilationsorgan [1]), eine Analogie zu *Spartium* und anderen Genisteen, nur dass bei *Parkinsonia* nicht Internodien, sondern Blattstiele das assimilirende Hauptorgan sind. Soweit Schnitte durch die schlecht aufweichenden Blättchen erkennen liessen, sind diese bifacial gebaut. Die Spindel besitzt eine kleinzellige, mässig verdickte Epidermis, darunter eine farblose Zellschicht; dann folgt ein ununterbrochener, insofern etwas bifacialer Palissadengürtel, als derselbe auf der Oberseite mächtiger ist, als auf der Unterseite; innerhalb desselben farbloses Mark mit Gefässbündeln und Bastfasern.


Fig. 71. Blatt von *Parkinsonia aculeata*.

Die grosse, gegen 400 Arten umfassende, in der alten und neuen Welt verbreitete Gattung ***Cassia*** ist ein lehrreiches Beispiel dafür, dass in polytypen Gattungen gewisse Organe eine grosse Gleichförmigkeit, andere wieder eine ungemeine Mannigfaltigkeit besitzen können. Es sind Bäume, Sträucher oder Kräuter mit grossen Verschiedenheiten in den Staubgefässen, den Früchten und Samen, während die Blätter in der überwiegenden Mehrzahl der Arten paarig und einfach gefiedert sind; einige abweichende Fälle werden nachstehend besondere Erwähnung finden.

Wir besitzen eine vortreffliche Monographie des Genus *Cassia* von Bentham [2]), auf welche hier, namentlich auch wegen der Bemerkungen

1) Vergl. Ross, l. c., p. 9.

2) Revision of the genus *Cassia*. Trans. Linn. Soc., Vol. 27, p. 503 ff. (1871).

des Autors über die geographische Verbreitung der Arten im Lichte der Descendenztheorie, verwiesen sein mag.

Ich begnüge mich mit dem Hinweis auf einige mir bemerkenswerth erscheinende Arten, deren Blätter in Fig. 72 abgebildet sind.

C. Römeriana (Fig. 72, *1*), aus Texas. Das paarig gefiederte Blatt trägt nur ein Fiedernpaar und bildet damit den Uebergang zu der Gestalt des *Bauhinia*-Blattes.

C. uniflora (Fig. 72, 2), aus Brasilien. An der Basis des Blattstiels findet sich ein Paar ansehnlicher Nebenblätter. In *a* wurde ein Zweig in Nachtstellung, in *b* ein paar Blätter in Tagstellung gezeichnet.

C. basifolia (Fig. 72, *3*), aus Brasilien. Die Pflanze bildet ein morphologisches Gegenstück zu *Lathyrus Aphaca*, da das Hauptblatt auf ein kleines, zwischen den grossen, herzförmigen Nebenblättern verborgenes Spitzchen reducirt ist, so dass die Nebenblätter den assimilirenden Apparat der Pflanze bilden; nur an der Basis des Stengels findet man nach Bentham (l c., p. 569) einige wenige ausgebildete Blätter mit einem Paar von Blättchen.

C. cinerea (Fig. 72, *4*), aus Mexico. Der kleine, niederliegende, behaarte Halbstrauch bildet einen scharfen Contrast zu der vorigen Art durch die äusserst zahlreichen, dicht gedrängt stehenden, linealen Blättchen.

Die Blättchen dieser Arten besitzen einen ausgesprochen bifacialen Bau, oben Palissaden, unten Schwammparenchym. Einen bemerkenswerthen Gegensatz zu denselben bilden die neuholländischen Species *C. phyllodinea* (Fig. 72, *5*) und *C. circinata* (Fig. 72, *6*). Die einfachen Blätter dieser beiden Arten werden als Phyllodien betrachtet, da sie Blattstielen gleichwerthig sind. Die Blätter von *C. circinata* entsprechen den Blattstielen anderer Arten um so vollständiger, als sie binsenförmig, fast stielrund sind, während diejenigen von *C. phyllodinea* sich in verticaler Richtung zu lanzettlichen, spreitenartigen Gebilden erweitert haben, welche den Phyllodien von *Acacia longifolia* ähnlich werden. Anatomisch sind die Blätter beider Arten übereinstimmend, und zwar isolateral gebaut. Die Epidermis ist kleinzellig, ihre Aussenwände sind mässig verdickt; darunter liegt eine grosszellige, farblose, stellenweise vom Chlorenchym unterbrochene Zellschicht, das hier dann unmittelbar an die Epidermis grenzt. Dasselbe besteht ringsum aus dichten,

mehrschichtigen Palissaden, die ein farbloses Mark umschliessen, in dessen Peripherie kleine Gefässbündel mit verdickten Bastfasern



Fig. 72. *Cassia.* *1 C. Römeriana; 2 C. uniflora; 3 C. basifolia; 4 C. cinerea; 5 C. phyllodinea; 6 C. circinata* [*3* nach Taubert copirt].

eingelagert sind. Diese Structur entspricht im Wesentlichen derjenigen der Blattstiele von *Cassia*-Arten mit normalen Blättern.

Es erscheint in hohem Maasse interessant, dass wiederum der australische Continent es ist, welcher zwei Arten von *Cassia* hervorgebracht hat, deren Blätter zu Phyllodien reducirt sind. Immerhin sind es wenige im Vergleich zu den 300 Arten phyllodiner Acacien, doch sind auch nur 30 *Cassia*-Arten aus Australien bekannt. Die Verwandtschaft der beiden phyllodinen mit anderen australischen Species von *Cassia* scheint ziemlich genau festzustehen, da die Form *platypoda* der *C. eremophila* vertical verbreiterte Blattstiele besitzt, und die unteren derselben oft blättchenlos sind. *C. eremophila* trägt auch sonst nur 1—2 Paare linealer, fast stielrunder Blättchen[1]). — Es ist wohl kaum anzunehmen, dass sich *C. circinata* und *phyllodinea* aus *C. eremophila* durch Reduction entwickelt haben, dagegen liegt die Vermuthung nahe, dass die drei Arten einem gemeinsamen Phylembryon entsprossen sind.

Im Anschluss an *Cassia* gebe ich in Fig. 73 noch die Abbildung des Blattes zweier ***Bauhinia***-Arten, *1* der *B. acuminata* aus Indien, 2 der *B. garipensis* vom Cap. Die erstere Blattform ist morphologisch aus der Blattform von *Cassia Römeriana* abzuleiten; die von *B. garipensis* dürfte durch weiter gehende congenitale Verwachsung aus dem *acuminata*-Typus entstanden sein, da die beiden anderen, am Cap wachsenden Arten, *B. Burkeana* und *tomentosa*, tief zweispaltige Blätter besitzen.



Fig. 73. *Bauhinia*.
1 B. acuminata; *2 B. garipensis*.

VI. Mimosaceen.

Die Mimosaceen sind die dritte grosse, den Papilionaceen und Caesalpiniaceen gleichstehende Familie der Leguminosen, deren Anfänge muthmasslich mit jenen einer gemeinsamen phylogenetischen Basis entsprungen sind; natürlich ist damit nicht gesagt,

1) Flora Austr. II, p. 288.

dass die Leguminosen eine monophyletische Pflanzengruppe sind. Der Verbreitungsbezirk der Mimosaceen ist aber ein noch engerer als der der Caesalpiniaceen, da sie nur in der tropischen und subtropischen Zone gefunden werden; in Europa fehlen sie ganz. Ihr Blüthenbau ist variabler als derjenige der Papilionaceen, es finden sich vereinzelt sogar mehrere Fruchtblätter in einer Blüthe, bis zu 15 bei *Albizzia Vaillanti*. Die Laubblätter sind typisch doppelt gefiedert und mit Gelenkpolstern ausgerüstet, nur ausnahmsweise kommen einfach gefiederte Blätter (*Inga*) und bei zahlreichen Arten von *Acacia* Phyllodien vor.



Fig. 74. *Inga vera.*

In dieser Abhandlung soll nur auf die phyllodinen Arten von *Acacia* näher eingegangen werden, da sie allein erhebliche Abweichungen von den normalen Assimilationsorganen bilden. Diese Phyllodien sind aber so interessant, dass sie trotz den mancherlei Notizen, welche über sie in der Literatur bereits vorliegen, doch ein eingehenderes Studium rechtfertigen. Von anderen Mimosaceen mögen vorweg zum Vergleich ein Paar Beispiele kurze Erwähnung finden.

Inga. Ein südamerikanisches Genus von etwa 140 Arten mit ansehnlichen, lederartigen, einfach gefiederten Blättern, deren Spindel

typisch flügelartige Erweiterungen trägt, welche zur Vergrösserung der Assimilationsfläche beitragen. In Fig. 74 ist ein Blatt von *I. vera* gezeichnet.

Mimosa. Ueber 250 Arten, meistens im tropischen und substropischen Amerika heimisch, nur wenige in Asien und Afrika.



Fig. 75. *1 Mimosa sensitiva; 2 M. marginata; 3 M. Blancheti.*

M. pudica ist ein allgemein in den Tropen verbreitetes Unkraut, bei uns eine bekannte und wichtige Kulturpflanze der Warmhäuser. In Fig. 75 sind *1* ein Blatt von *M. sensitiva* in normaler Stellung, 2 zwei Blätter von *M. marginata* und *3* ein Blatt von *M. Blancheti*

in gereizter Stellung gezeichnet. Die drei Arten bringen die wichtigsten Verschiedenheiten der Blattgestalt, welche innerhalb der Gattung *Mimosa* bestehen, zum Ausdruck.

Acacia. Die Gattung besitzt in Bentham's Bearbeitung aus dem Jahre 1874[1]) 432 Arten, wozu in den letzten 20 Jahren noch manche hinzugekommen sind, so dass wir mindestens 500 Species annehmen dürfen, eine Mannigfaltigkeit der Gestaltung, welche innerhalb der Leguminosen nur noch von *Astragalus* übertroffen wird. Die Acacien sind durch die wärmeren Zonen verbreitet, besonders zahlreich in Australien und Afrika. Ihre Assimilationsorgane sind typisch doppelt gefiederte Blätter, bei vielen australischen Arten sind sie aber zu Phyllodien reducirt oder gänzlich verkümmert, so dass nur die Internodien assimiliren. Da auch in Australien zahlreiche Arten mit Fiederblättern wachsen, für uns aber nur die phyllodinen Species grösseres Interesse besitzen, so sollen sich die nachstehenden Betrachtungen im Wesentlichen auf die australischen Acacien beschränken; denn von phyllodinen Arten finden sich ausserhalb Australiens nur ganz wenige in Neu-Caledonien, dem indischen Archipel und auf einigen pacifischen Inseln, während Neuseeland keine Acacien mehr besitzt. Auch hinsichtlich der ungemeinen Mannigfaltigkeit der Arten im Bau der Blüthen — Kelch und Krone können ganz fehlen, die Zahl der Staubfäden auf 400 steigen — und der Früchte verweise ich auf die Arbeiten Bentham's.

Von diesem Autor liegen wichtige Bemerkungen vor über die geographische Verbreitung der Gattung[2]), die um so bedeutsamer sind, als Bentham überzeugter Anhänger der Descendenztheorie ist. Das Schwinden der Blattspreiten und die Ausbildung der Phyllodien, obwohl ein specifisch australischer Charakter — es finden sich fast 300 phyllodine Arten in diesem Erdtheil, die Majorität aller Species — kann doch nach Bentham darum nicht lediglich äusseren Einflüssen zugeschrieben werden, weil diese phyllodinen Acacien über den ganzen australischen Continent mit seinen so verschiedenen Klimaten verbreitet vorkommen; kein Zusammenhang zwischen dem Auftreten der Phyllodien und „any local circumstances“ ist beobachtet worden. Bentham neigt sich der Ansicht zu, dass die ältesten Acacien von den Tropen aus südwärts wandernd Australien bevölkert haben. Er stellt sich auch vor, dass

1) Revision of the Suborder Mimoseae. (Trans. Linn. Soc., Vol. 30, p. 335 ff., 1875.)
2) l. c., p. 340 und 354.

die ersten Phyllodinen ausserhalb Australiens entstanden sind. „Ob die sechs extra-australischen phyllodinen Species von Australien ausgewandert sind, oder ob sie Ueberbleibsel dieser Rasse in ihrer Urheimath sind, lässt sich nicht feststellen; aber Conjectur und Analogie würden zu der letzteren Schlussfolgerung führen" — sind Bentham's Worte. Von den sämmtlichen australischen Species gehören nur vier zu der auch über die anderen Erdtheile verbreiteten Section der Gummiferae, darunter die in der warmen Zone ubiquitäre *A. Farnesiana;* alle übrigen bilden specifisch australische Sectionen, und nur die Phyllodinen haben noch wenige Repräsentanten auf den Mascarenen und im malayischen Archipel. —


Fig. 76. *Acacia dealbata.*

Die nachstehende Schilderung der Assimilationsorgane der australischen Acacien kann im Rahmen dieser Arbeit nur eine fragmentarische sein. Es wäre eine gewiss nicht undankbare Aufgabe, alle bekannten Formen einer vergleichend-morphologischen Bearbeitung zu unterziehen, allein bei dem enormen Material, welches zu bewältigen ist, würde eine derartige Monographie einen grossen Umfang annehmen. Darum kann das Ziel meiner Skizzen auch nur darin liegen, zu einer solchen Bearbeitung Anregung zu geben und einige Gesichtspunkte hervorzuheben, welche mir dafür in Betracht zu kommen scheinen.

Die glücklichste Lösung der Aufgabe würde wohl von einem in Australien lebenden Botaniker zu erwarten sein. Einen werthvollen, wenn auch einseitigen Anfang dazu besitzen wir in der leider Bruchstück gebliebenen Iconography of the Australian Species of *Acacia* (Melbourne 1888) von Ferd. v. Müller. —

Ich werde mich kurz fassen hinsichtlich der australischen Arten mit Fiederblättern. Wie schon erwähnt, ist die allgemein bekannte *A. Farnesiana* ein dortiger Repräsentant der Section Gummiferae, die sich sonst noch in Afrika und Amerika findet. Als specifisch australischer Typus ist in Fig. 76 ein Blatt von *A. dealbata* abgebildet, eines an Flussufern wachsenden Baumes, in Fig. 77 ein Zweig von *A. pulchella*. Die letztere Art besitzt typisch doppelt gefiederte Blätter mit nur einem primären Fiederpaar auf kurzer gemeinsamer Spindel, in deren Achsel ein Zweigdorn steht. Von diesem Fiederpaar schwindet mitunter die eine Fieder ganz, so dass das Blatt scheinbar nur einfach gefiedert ist; eine solche Form wurde abgebildet. Die Blättchen sind klein, erikenartig, die Ränder eingerollt; der Habitus der Pflanze deutet auf eine xerophile Verkümmerungsform hin; leider findet sich in der Flora Austral. keine Notiz über den speciellen Standort der zwischen der Südküste und dem Swanriver häufigen Species.



Fig. 77. *A. pulchella*. Form mit scheinbar einfach gefiederten Blättern.



Fig. 78. *A. longifolia*.

Eine Keimpflanze der *A. dealbata* findet sich abgebildet bei Lubbock (l. c., p. 474); dieselbe trägt dicht über den Kotyledonen ein einfach gefiedertes Blatt, auf dieses folgt ein doppelt gefiedertes mit einem Fiederpaar, jede Fieder mit neun Blättchenpaaren.

An diese Arten mit Fiederblättern reihe ich als einfachsten und durch seine Verbreitung in den Gewächshäusern bekanntesten Typus der Phyllodineen *A. longifolia* (Fig. 79).

Die lanzettlichen, ungestielten Blätter stellen ihre Fläche vertical und werden seit Rob. Brown[1]) mit Recht als verbreiterte Blattstiele angesehen und darum Phyllodien genannt. Sie sind thatsächlich den Blattstielen der Arten mit Fiederblättern morphologisch äquivalent.

Der Beweis für die Richtigkeit dieser Deutung wird bekannter Massen hauptsächlich durch Berücksichtigung der Keimpflanzen erbracht[2]). In Fig. 79 ist eine Keimpflanze von *A. longifolia* gezeichnet. Dicht über den Kotyledonen entspringt das erste, einfach gefiederte Laubblatt. Dann folgt ein doppelt gefiedertes Blatt mit einem einzigen Fiederpaar an der Spitze, dessen Stiel aber bereits sehr verlängert und in verticaler Richtung verbreitert ist; das dritte Blatt trägt auf seiner Spitze nur noch ein verkümmertes Fiederpaar, während bei den folgenden Blättern auch in der Jugend keine Spur von Fiedernrudimenten mehr vorhanden ist; sie gleichen bereits vollständig den Phyllodien des älteren Strauches.



Fig. 79.
Keimpflanze von *A. longifolia*.

Eine grosse Zahl von Arten besitzt Phyllodien, welche denen von *A. longifolia* mehr weniger ähnlich geformt sind, und auf die hier nicht weiter eingegangen werden kann. Bei manchen derselben schreitet die Umbildung des Blattes weniger sprungweise vor, es finden sich zahlreichere Fiederblätter, und die Blattstiele der untersten sind noch nicht verbreitert.

In der Gestalt der Phyllodien schliesst sich an *A. longifolia* auch die auf Mauritius und Bourbon wachsende *A. heterophylla*. In Fig. 80 ist eine Zweigspitze eines älteren Strauches gezeichnet. Links unten steht ein doppeltgefiedertes Blatt mit schmaler Spindel,

1) Vermischte Schr. I, p. 46 u. 122 (1825).
2) Vergl.: Brown, l. c.; Hildebrandt, Flora 1875, p. 321 ff.

dann folgen Phyllodien mit einem Fiederpaar auf der Spitze, ganz oben stehen Phyllodien ohne eine Spur von Fiedern.



Fig. 80. *A. heterophylla;* Gipfelspross einer alten Pflanze.

Die Abbildung konnte nur einen Specialfall wiedergeben, der Wechsel von Phyllodien und Fiederblättern ist bei dieser Art ein

sehr mannigfaltiger. Im Frühling 1896, als Fig. 80 gezeichnet wurde, trugen die Exemplare des Kieler botanischen Gartens an der Basis der Zweige vorwiegend Fiederblätter, während an den Spitzen sich Phyllodien entwickelt hatten. Im Sommer des gleichen Jahres, während dessen die Pflanzen im Freien standen, wurden von den gleichen Achsen, beziehungsweise den gleichen Vegetationspunkten wieder vorwiegend Fiederblätter gebildet, so dass letztere nunmehr oberhalb der Phyllodien standen. Es ist also möglich, dass dieser Periodicität der Heterophyllie äussere Ursachen zu Grunde liegen; doch ist die Erscheinung keine ausnahmslose. Manche Sprosse hatten im Herbst wieder Phyllodien oberhalb der Fiederblätter gebildet, bei anderen fanden sich Fiederblätter und Phyllodien regellos durcheinander. Einzelne Sprosse, ja ganze Individuen besitzen vorwiegend Fiederblätter oder vorwiegend Phyllodien; die letzteren tragen theilweise das Rudiment einer Spreite an der Spitze, theilweise ist, auch an jungen Anlagen, keine Spur davon zu bemerken[1]).

Im extremen Fall tragen die Fiederblätter 7—8 Paare von Fiedern, und der Blattstiel wie die Abschnitte der Spindel sind ganz flügellos. Zwischen solchen Blättern und den reinen Phyllodien findet man alle möglichen Mittelformen. Zunächst bildet sich an der Oberseite des Blattstiels eine schmale, verticale Flügelleiste aus, während die Spindel, d. h. die Abschnitte zwischen den Fiederpaaren, ungeflügelt bleibt. In anderen Fällen entspricht einem breiteren Flügel an der Oberseite ein schmalerer an der Unterseite, seltener sind beide Flügel gleich breit; endlich kommen Blattstiele vor mit ganz breitem Flügel der Oberseite ohne Flügelung an der Unterseite. Ferner finden sich Blätter, an denen bei 3—5 Fiederpaaren ausser dem Stiel auch die Spindel beiderseits geflügelt ist, doch sind solche Fälle weniger häufig. Wo es zu breiten Phyllodien mit nur einem Fiederpaar an der Spitze kommt, entsprach in den von mir gesehenen Fällen das Phyllodium einem nur oberseits geflügelten Blattstiel, das Fiederpaar dem untersten Fiederpaar eines Fiederblattes; Spindel und höhere Fiederpaare würden somit als abortirt anzusehen sein. Steht auf der Spitze eines Phyllodiums einmal ein zweipaariges Fiederrudiment, so pflegt die Spindel zwischen den beiden Fiederpaaren ungeflügelt zu bleiben.

---

1) Es wäre interessant, zu erfahren, ob *A. heterophylla* vielleicht auf Mauritius zur Regenzeit vorwiegend Fiederblätter, in trockener Zeit Phyllodien producirt.

Die Blattgestalt ist also bei *A. heterophylla* ganz ausserordentlichen, anscheinend regellosen Schwankungen unterworfen, und die Frage drängt sich hervor, ob für diese Schwankungen eine Interpretation gefunden werden mag.

Heterophyll sind ja alle phyllodinen Acacien, doch bei der überwiegenden Mehrzahl der Arten beschränkt sich die Heterophyllie in der Regel auf die jüngsten Stadien der Sämlinge, nur die Erstlingsblätter sind einfach und doppelt gefiedert. Immerhin ist die extra-australische *A. heterophylla* nicht die einzige Art, welche an Theilen der alten Pflanze neben Phyllodien Fiederblätter hervorbringt; ich fand an alten Zweigen eingesprengte Fiederblätter auch bei der australischen, im Habitus der *A. longifolia* ähnlichen *A. rubida*, im Kieler Herbar liegt ein solcher Zweig.

Die phylogenetische Conjectur führt zu dem Schlusse, dass das Auftreten von Fiederblättern an phyllodinen Akazien als eine Rückschlagsbildung anzusehen ist. Die Keimpflanzen der Phyllodinen drängen zu der Annahme, dass diese sich aus nicht phyllodinen Urformen entwickelt haben, welche, wahrscheinlich aus dem tropischen Asien, in den australischen Continent eingewandert sind. Bei der Einwanderung befanden sich jene Arten in einem Optimum der Anpassung, mithin im Zustande eines stabilen morphologischen Gleichgewichts[1]). Aber ein solches stabiles morphologisches Gleichgewicht kann immer nur ein relatives sein, es ist nur so lange stabil, als die äussereren Vegetationsbedingungen die gleichen bleiben. Diese änderten sich aber mit dem Eindringen in den Bereich des neuholländischen Klimas; damit war eine Ursache gegeben für die Labilisirung des morphologischen Gleichgewichtszustandes der eingewanderten Arten. Sie wurden zu Phylembryonen[1]) einer ausgedehnten Entwickelung, welche neben den weniger von den Urformen abweichenden Arten, wie *A. dealbata* und *pulchella*, die 300 Phyllodinen hervorgebracht hat, als deren Repräsentant *A. longifolia* vorgeführt wurde; Species, deren jede in ihrer besonderen Weise den klimatischen Verhältnissen gegenüber wieder den Zustand stabilen morphologischen Gleichgewichts erreichte und somit als constant geworden anzusehen ist.

Wenn bei *A. longifolia* und der grossen Mehrzahl der phyllodinen Arten Fiederblätter nur an den Sämlingen auftreten, so zeigt

1) Ueber die Begriffe: Optimum der Anpassung, morphologisches Gleichgewicht, Phylembryonen u. a. m. vergl. meine Abhandlungen über Flechten III. (Pringsheim's Jahrb., Bd. XXVIII.)

dies, dass im befruchteten Ei ein erfolgreicher Impuls zu Rückschlagsbildungen constant vorhanden ist; der embryonale Vegetationspunkt erschöpft sich aber in diesen Bildungen, und die späteren Vegetationspunkte haben die Fähigkeit zu solchen Rückschlägen eingebüsst mit Ausnahme weniger Arten, wie *A. heterophylla* und *rubida*. Es sind also nicht nur die Fiederblätter von *A. heterophylla*, sondern auch die gefiederten Erstlingsblätter von *A. longifolia* und von allen übrigen phyllodinen Acacien als Rückschlagsbildungen zu deuten. Eine andere Interpretation von einiger Wahrscheinlichkeit vermag ich nicht zu finden[1]). Zur Alternative steht auch wohl nur die Möglichkeit, dass die Erstlingsblätter der Phyllodinen eine Anpassung der Keimpflanze wären. Allein dies ist unwahrscheinlich. Die Keimpflanzen besitzen ein viel kleineres Wurzelsystem als grosse Pflanzen, sie sind also der Schädigung durch Dürre weit mehr ausgesetzt als jene, dazu finden sie sich an den nämlichen Standorten, wie die grossen Individuen der gleichen Arten. Nur wird man schliessen dürfen, dass die gefiederten Erstlingsblätter durch die natürliche Züchtung darum nicht ausgemerzt sind, weil die Keimung der Samen in der Jahreszeit der reichlicheren Niederschlägen erfolgt, so dass in den Keimpflanzen sich ohne Nachtheil die Eigenschaft der Fiederblätter erhalten konnte, die sie von den Urformen ererbten; während durch Umbildung der Folgeblätter in Phyllodien sich die Pflanzen zum Widerstande gegen die trockene Jahreszeit rüsten. Sind nun die Erstlingsblätter von *A. longifolia* u. s. w. Rückschlagsbildungen, so stellen sie in besonderer Schönheit einen der Fälle dar, in welchen die Ontogenie einer Pflanze Züge ihrer Phylogenie zum Ausdruck bringt. Diese Erstlingsblätter sind sich vererbende Reste der Urform — bildlich könnte man sagen Gedächtnisseindrücke, die an den Zellen der phyllodinen Acacien haften, und die in der embryonalen Phase der Individuen sich derartig steigern, dass sie gestaltend zum

1) Goebel hat kürzlich beobachtet, dass über 15 cm hohe Exemplare von *Acacia verticillata*, die erst trocken gestanden hatten, darauf in feuchter Luft unter einer Glasglocke kultivirt wurden, an ihren oberen Zweigen wieder doppelt gefiederte Laubblätter trieben, dann aber zur Phyllodienbildung zurückkehrten. (Ueber Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Wiederholung. Sitzungsber. d. bayr. Akad., Bd. XXVI, p. 481 ff.) — Das Manuscript meiner Arbeit befand sich längst in den Händen der Redaction der Jahrbücher, als mir die interessante Abhandlung zuging, so dass ich sie im Text leider nicht mehr berücksichtigen konnte. Auch bezüglich der später folgenden Besprechung von *A. verticillata* sei deshalb hier auf dieselbe hingewiesen.

Durchbruch gelangen. Wir können nicht umhin, in ihnen ein werthvolles Anzeichen für den Gang der Stammesgeschichte der Arten zu erblicken, eine Bescheinigung ihrer Abstammung. Sie sind ein „morphologisches“ Merkmal im Gegensatz zu den „Anpassungsmerkmalen“, die in der Ausbildung der Phyllodien uns entgegentreten.

Die Möglichkeit der Bildung von Phyllodien muss genealogisch schon in den Urformen der australischen Acacien entstanden und inhärent geworden sein. Das durch den Wechsel der äusseren Lebensbedingungen erschütterte morphologische Gleichgewicht strebte und tastete dann nach neuer Stabilität; diese wurde erreicht, aber nicht in einer Gestalt, welche dem fiederblättrigen Urtypus nahe steht, sondern in einer ungeheuren Mannigfaltigkeit ganz neuer Formen, die ihre Analogie findet bei anderen australischen Leguminosen-Gattungen: *Daviesia*, *Jacksonia*, *Bossiaea*, *Templetonia* u. s. w.

Wie es gekommen sein mag, dass neben den Phyllodinen auch rein fiederblättrige Arten sich in Australien erhalten haben, wie *A. dealbata*, oder dass die xerophile Anpassung so ganze andere Wege eingeschlagen hat, wie bei *A. pulchella*, entzieht sich unserer Vorstellung. Wir dürfen uns der Thatsache nicht verschliessen, dass auf ihre Weise *A. dealbata* dem australischen Klima ebenso gut angepasst sein muss, als die Phyllodinen, weil sie sich sonst nicht neben diesen hätte behaupten können. Sie dürfte über eine innere, uns verborgene Organisation verfügen, durch welche sie in den Stand gesetzt ist, den klimatischen Einflüssen zu widerstehen, trotz Beibehaltung der ursprünglichen Gestalt.

Um aber auf die Phyllodinen zurückzukommen, so müssen bei ihnen die gestaltenden Ursachen am embryonalen Gewebe haften, an den theilungsfähigen Zellen der Vegetationspunkte. Das befruchtete Ei ist ja nur der Anfang des Vegetationspunktes. Alle Abänderungen gehen von den Vegetationspunkten aus, alle äusseren Einwirkungen müssen diese treffen, um eine constitutionelle Veränderung der Pflanze hervorzubringen. Und bei Ausschluss solcher äusseren Wirkungen haben wir mit der Thatsache zu rechnen, dass die Eigenschaften des Vegetationspunktes allein massgebend sind für die Gestaltung der Pflanze. Wenn nicht bloss ein vereinzeltes Blatt morphologisch verkümmert, sondern zahlreiche oder alle auf einander folgende Blätter, so muss dies Verkümmern seinen Grund haben in einer Veränderung des Vegetationspunktes[1]). In ihm

1) Natürlich denke ich hier nicht an ein Verkümmern durch Parasiten, Kälte u. s. w., kurz Einwirkungen, welche die jungen Blätter unmittelbar treffen.

ruhen die Anlagen der Blattgestalten, wie ein Bauplan im Hirn des Architekten. Dieser Satz enthält keine übertrieben phantastische oder gar mystische Anschauung, sondern einfach ein Gleichniss. Anders als in Gleichnissen können wir uns die erblich übertragbaren Bildungsimpulse überhaupt nicht vorstellen. Auch Begriffe wie Pangene, Idioplasma, Determinanten, Biophoren u. dgl. m. haben nach meiner Ueberzeugung nur einen wissenschaftlich verwerthbaren Sinn, wenn wir sie als Symbole auffassen; legt man ihnen eine weiter gehende, eine grob materielle Bedeutung bei, so geräth man auf die dünne Eisdecke willkürlicher, von keinen Thatsachen getragener Hypothesen. Ich ziehe es vor, auf dem festen Boden der Thatsachen zu bleiben, und suche mir dieselben, wo die Anschauung fehlt, wo wir kein Instrument und keine Methode besitzen, um sie zu gewinnen, lieber durch Gleichnisse näher zu bringen.

Die klimatischen Verhältnisse Australiens haben vielleicht zunächst unmittelbar die ganz jungen, noch wachsenden Blätter der Uracacien beeinflusst, mittelbar aber wirkten sie ein auf die Vegetationspunkte und veranlassten diese, die alten Gestaltungsanlagen durch neue zu ersetzen, die dann erblich fixirt wurden. Wäre dem nicht so, dann müsste es gelingen, durch Kultur in der feuchten Atmosphäre und dem gedämpften Licht eines Gewächshauses die Anlagen der Phyllodien von *A. longifolia* in Fiederblätter umzuzüchten. Thatsächlich gelingt dies aber nicht, sondern wir sehen diese Art durch Generationen hindurch auch unter den geänderten äusseren Lebensbedingungen constant ihre Phyllodien behalten. Der morphologische Charakter ist also in so hohem Grade stabilisirt, dass äussere Veränderungen kräftigster Art den Gleichgewichtszustand des Vegetationspunktes nicht zu erschüttern vermögen. So mag es sich klimatischen Einflüssen gegenüber mit *A. dealbata* verhalten haben, während die fiederblättrigen Urformen der Phyllodinen durch das australische Klima zu labilisiren waren.

Immerhin sehen wir bei der Pflanze im Gegensatz zum Thier die beiden Ontogenien aus dem Ei und dem Vegetationspunkt neben einander bestehen, und wenn ich vorhin auf ihren Zusammenhang hinwies, so will ich nicht unterlassen, auch ihre Verschiedenheit nochmals zu betonen, wie sie z. B. bei *Acacia longifolia* hervortritt. Nur der unmittelbar aus dem Ei entstehende Vegetationspunkt dieser Art vermag Fiederblätter zu erzeugen. Wenn er älter wird, sich dem Einflusse des Eis mehr und mehr entzieht, so verliert er diese Fähigkeit; auch die Erstlingsblätter eines als

Seitenachse neu entstandenen Vegetationspunktes sind schon Phyllodien.

Dies verhält sich anders bei *A. heterophylla*, bei welcher sich die Anlagen der Blätter im Vegetationspunkte, ich möchte sagen im Zustande einer Vibration, einer Unsicherheit befinden, die Pflanze mag so alt werden, wie sie will. Man kann auch sagen, es kämpfen die Bildungsimpulse von Fiederblättern und von Phyllodien ständig mit einander, und es gewinnt bald der eine, bald der andere dieser Impulse die Oberhand, oder das Ergebniss ist eine Resultante[1]). Wirken neben den innern auch äussere Einflüsse mit, so ist die Wirkung dieser letzteren als eine Auslösung anzusehen; dann können äussere und innere Wachsthumsimpulse einander widerstreben und sich im Gleichgewicht halten, oder sie summiren sich, oder aber es entsteht eine auf ihrer Combination beruhende Resultante.

Wenn wir, was mir richtig zu sein scheint, die Fiederblätter von *A. heterophylla* als Rückschläge auffassen, so ist in dem insularen Klima von Mauritius vielleicht der Natur das Experiment wenigstens theilweise geglückt, welches wir in unseren Kulturen mit *A. longifolia* vergeblich anstellen. In der That möchte ich glauben, dass eine in den Phyllodien der *A. longifolia* ähnliche Species in ihren Samen einst nach den Mascarenen gelangte, und dass hier die klimatischen Verhältnisse nach und nach die in der Art schlummernden Bildungsimpulse der Fiederblätter soweit verstärkten, dass sie denen zur Bildung von Phyllodien gleich kamen und zwischen beiden sich ein Kampf entspann mit wechselndem Erfolge; die Gleichgewichtsverhältnisse im Vegetationspunkt wurden also durch äussere Ursachen bis zu einem gewissen Grade wieder labilisirt. Mir scheint diese Conjectur vor jener andern den Vorzug zu verdienen, welcher Bentham sich zuneigt, dass uns nämlich in *A. heterophylla* noch jene Urform erhalten sei, welche, in Australien einwandernd, hier die Fülle der rein phyllodinen Arten hervorgebracht habe.

Zur Illustration der Lehre von der Metamorphose der Pflanzen wie zur Darlegung ihrer Berechtigung giebt es kein schöneres Beispiel, als die phyllodinen Acacien. Der Begriff der Metamorphose ist nicht der gleiche im Gebiete der Zoologie und

1) Sehr lehrreich für die hier einschlagenden Fragen sind die Auseinandersetzungen von Giesenhagen in dessen Arbeit über *Exoascus*. (Flora 1895, Ergänzungsband, p. 267 ff.)

Botanik. Die Metamorphose der Insecten, z. B. der Schmetterlinge, besteht darin, dass ein und dasselbe Thier nach einander verschiedene Gestalten annimmt. In der Metamorphose der Pflanzen sehen wir homologe Grundorgane, die Blätter, aus dem Vegetationspunkt als ähnliche Gebilde hervortreten und zu verschiedenen Gestalten auswachsen, deren Aufeinanderfolge und Ausbildung durch den Artcharakter der Pflanze vorgezeichnet ist. Wenn wir einen Theil der Blattanlagen eines Blüthensprosses zu Kelchzipfeln, einen anderen zu Kronblättern, einen dritten zu Staubfäden sich entwickeln sehen, so würde die Metamorphose der Insecten dieser Erscheinung nur entsprechen, wenn von den im Ovarium sich ausbildenden Eiern das eine zur Raupe, das andere zur Puppe, das dritte zum Schmetterling würde, nicht aber alle drei Gestalten vom gleichen Thierkörper ontogenetisch durchlaufen würden. Dennoch können wir, wie mir scheint, bis zu einem gewissen Grade und cum grano salis bei *Acacia longifolia* die ersten Fiederblätter des Sämlings der Raupe, die Uebergangsblätter der Puppe und die Phyllodien dem Schmetterling vergleichen. Das Nebeneinander dieses Entwickelungsprocesses wird zu einem Auseinander, sobald wir nicht bei der Vergleichung der fertigen Theile stehen bleiben, sondern den Vergleich auf alle Bildungsphasen, bis auf die erste Anlage im Vegetationspunkt hinab ausdehnen. Unter dieser ersten Anlage verstehe ich nicht die früheste mikroskopisch erkennbare Vorwölbung eines Höckers oder die erste sichtbare Zelltheilung, sondern den im Vegetationspunkt verborgenen Bildungsimpuls. Wie ein solcher Bildungsimpuls für die Erzeugung der Raupen-, der Puppen- und der Schmetterlingsform im befruchteten Ei des Insects besteht, so besteht er im Ei beziehungsweise im Embryo und damit im Vegetationspunkte von *A. longifolia* für die Production der drei Blattformen, die nicht ontogenetisch auseinander hervorgehen, sondern phylogenetisch auseinander entstanden sind. Der Vegetationspunkt selbst, welcher die Fähigkeit besitzt, erst Fiederblätter, dann Phyllodien (oder erst Kelchblätter, dann Kronenblätter) hervorzubringen, ist dadurch e r s t der Raupe, d a n n dem Schmetterling zu vergleichen. Somit haben wir es in der Metamorphose der Insecten mit einem ontogenetischen, in der Metamorphose der Pflanzen mit einem phylogenetischen Umbildungsprocesse zu thun, und unter diesem Gesichtspunkt erscheint das Fortbestehen der gleichen Bezeichnung für anscheinend so verschiedenartige Processe doch nicht ganz unberechtigt. —

In der Samenpflanze von *A. longifolia* glauben wir also einen Indicienbeweis dafür zu besitzen, dass die Art von einer Urform mit Fiederblättern abstammt; andere als Indicienbeweise giebt es ja überhaupt nicht für die Thatsächlichkeit der Phylogenesen. Die Sämlinge der phyllodinen Acacien lehren aber noch mehr. Alle Mimosaceen mit Ausnahme von *Inga* besitzen doppelt gefiederte Blätter. Wenn wir nun beobachten, dass nicht nur bei *A. longifolia*, sondern bei fast allen Acacien[1]) und auch in den übrigen Gattungen der Mimosaceen die Erstlingsblätter einfach gefiedert sind, so werden wir dies auch als Indicium dafür gelten lassen, dass die Gattungen *Acacia, Albizzia, Mimosa* u. s. w. von Urformen abstammen, welche, wie *Inga* heute noch, einfach gefiederte Blätter besassen.

Während die Entwickelung der Gattungen mit doppelt gefiederten Blättern aus solchen mit einfachen Fiederblättern eine morphologische Progression darstellt, ist die Umbildung der doppelt gefiederten Blätter in Phyllodien eine Reduction, weil die Lamina hierbei zu Grunde geht, vom Blatte nur der Stiel übrig bleibt. Bei den Phyllodinen vom Habitus der *A. longifolia* tritt in der spreitenartigen Erbreiterung des Blattstiels insofern eine Progression hinzu, als der Blattstiel der rein fiederblätterigen, ursprünglichen Arten eine solche Erbreiterung nicht besitzt. —

In dem phylogenetischen Umbildungsprocesse, welcher die phyllodinen Arten aus den fiederblättrigen schuf, erblicken wir eine Anpassung dieser Pflanzen an das Klima Australiens. Doch entzieht es sich unserer Kenntniss, durch welche mechanischen Mittel diese Anpassung hervorgerufen ist, wieweit namentlich der Kampf ums Dasein und die natürliche Auslese daran betheiligt waren. Der Kampf um's Dasein ist ja auch nur ein mechanisches Mittel, eins unter vielen. Wir wissen nur, dass auch in anderen Tribus der Leguminosen wie in einer Reihe anderer Familien die australische Flora analoge Pflanzenformen hervorbringt, deren Organisation also unter den gegebenen Verhältnissen zweckmässig sein muss. Wir wissen auch, dass das Klima ein sonniges ist, und es erscheint daher verständlich, wenn nach dem Princip der Sparsamkeit die australischen Pflanzen nicht mehr assimilirende Fläche entwickeln,

---

1) Alle mir bekannt gewordenen Keimlinge, auch von fiederblätterigen Acacien, besitzen ein einfach gefiedertes Erstlingsblatt; eine Ausnahme bildet nach Lubbock (l. c., I, p. 472) *A. Burkitti*, deren unterstes Blatt schon doppelt gefiedert ist. Diese Art scheint also das einfach gefiederte Anfangsblatt im Laufe der Phylogenie verloren zu haben.

als nöthig ist, während die Verticalstellung dieser Flächen einen Schutz gegen zu starke Transpiration gewährt. Mehr lässt sich aber kaum sagen; vermögen wir doch bei den meisten Anpassungserscheinungen kaum Muthmassungen aufzustellen über den Gang ihrer Entwicklung und die dabei zur Geltung kommenden causalen Factoren, auch wenn die Erscheinungen noch augenfälliger sind, als die Phyllodienbildung der Acacien: ich denke z. B. an die Austrocknungsfähigkeit der Nostocaceen, der Flechten und der Moose. Dass der Kampf ums Dasein beim Zustandekommen so merkwürdiger Eigenschaften eine hervorragende Rolle gespielt haben muss, lässt sich wohl nicht von der Hand weisen.

In Bezug auf diese Anpassung des assimilirenden Apparats der phyllodinen Acacien an das australische Klima erscheint mir besonders bemerkenswerth, dass nicht aus den fiederblätterigen Urformen sich eine einzige phyllodine Gestalt herausgebildet hat, sondern dass zahlreiche, im Habitus oft ausserordentlich verschiedene Formen entstanden sind, die grossentheils durcheinander wachsen, also unter den gleichen Vegetationsbedingungen gedeihen. Es zeigt sich darin freilich nichts anderes, als dass das Gesetz der Mannigfaltigkeit, welches die Pflanzenwelt beherrscht, auch in diesen Gewächsen zum Ausdruck gelangt. Dass die verschiedenen Phyllodinen von ebensoviel verschiedenen fiederblättrigen Urformen abstammen sollten, ist wenig wahrscheinlich, vermuthlich hat im Laufe der Phylogenese eine vielfache Differenzirung und Spaltung des phyllodinen Typus stattgefunden. Warum aber gerade in diesen, von äusseren Ursachen ausgelösten Anpassungsmerkmalen eine solche Mannigfaltigkeit hervortritt, dafür lassen sich kaum Vermuthungen beibringen. Man kommt immer wieder zu dem Ergebniss, dass es begreiflicher wäre, wenn die Phyllodinen in einigen wenigen morphologischen Gleichgewichtszuständen sich fixirt hätten, anstatt 300 Species zu bilden. —

Ehe ich auf die Einzelformen der Phyllodinen eingehe, scheint es mir zweckmässig, den an das Beispiel von *A. longifolia* und *A. heterophylla* geknüpften Erörterungen noch ein paar Bemerkungen anzureihen.

Durch die systematischen Werke sind wir im Allgemeinen daran gewöhnt, dass die Hauptabtheilungen einer grösseren Pflanzengruppe — auch eines artenreichen Genus — nach Merkmalen der Blüthe und der Frucht definirt werden, während die Vegetationsorgane erst in zweiter Reihe Berücksichtigung finden.

Werfen wir nun einen Blick auf die systematischen Bearbeitungen der Gattung *Acacia* durch Bentham[1]), so finden wir, dass dieser hervorragende Systematiker das Heer der Species von *Acacia* eintheilt in die beiden grossen Hälften der phyllodinen und der fiederblättrigen Arten. Obwohl die Acazien bedeutende Verschiedenheiten zeigen in Bezug auf den Bau der Blüthen und die Gestalt der Früchte, erklärt doch Bentham, dass sich ein allgemeineres Eintheilungsprincip als der Habitus der Assimilationsorgane nicht habe finden lassen. Da Bentham auf dem Boden der Descendenztheorie steht, ist doch wohl anzunehmen, dass er in seiner Eintheilung nicht eine bloss schematisirende, künstliche Classification zum Ausdruck bringen will, sondern dass er in seinen Hauptabtheilungen zwei grosse phyletische Stämme zu sehen glaubt.

Auch in der weiteren Eintheilung der Phyllodinen legt Bentham bei Abgrenzung seiner acht Serien und deren Unterabtheilungen das Hauptgewicht auf die Gestalt der Phyllodien und berücksichtigt daneben eigentlich nur den Blüthenstand, insbesondere, ob derselbe ein kugliges oder ein walzenförmiges Köpfchen bildet, sowie die Nebenblätter. Gewöhnlich finden erst in den Definitionen der engsten Verwandtschaftskreise und der Arten neben den Phyllodien auch Blüthe und Frucht Berücksichtigung.

Bentham verlegt also die leitenden Merkmale, die Kennzeichen gemeinsamer Abstammung, vorwiegend in die Vegetationsorgane, und es ist nicht zu verkennen, dass viele Acacien, welche Uebereinstimmung in den Phyllodien zeigen, sich durch die Blüthen und Früchte als wohl charakterisirbare Arten unterscheiden. Wenn es auch keinem Zweifel unterliegt und in Bentham's Classification selbst hervortritt, dass sehr ähnliche Phyllodien darum nicht immer auf nahe Verwandtschaft der Arten hinzuweisen brauchen, sondern mehrfach als parallele und analoge Formen differenter Entwickelungsreihen gedeutet werden müssen, so bleibt die wichtige Thatsache doch bestehen, dass für die Classification der Acacien die den Phyllodien zu entlehnenden Merkmale in erster Linie stehen. Unter der Voraussetzung, dass Bentham's Eintheilung des Genus *Acacia* nicht auf einem gänzlichen Missgriff beruht, sondern der natürlichen Verwandtschaft der Arten thatsächlich Rechnung trägt, gewinnt der Vergleich der verschiedenen Typen von Phyllodien untereinander ein erhöhtes Interesse. Allerdings kann, wie bereits hervorgehoben

1) Flora Australiensis, Vol. II, p. 301 ff.; Trans. Linn. Soc., Vol. 30, l. c.

wurde, auf nachstehenden Blättern nur ein Fragment geboten werden, und so verlockend es war, musste ich doch auf eine umfassende



Fig. 81. *1 A. brachybotrya; 2 A. uncopa; 3 a b c A. myrtifolia; 4 A. linearis.*

Berücksichtigung aller Arten verzichten, weil der Umfang meiner Untersuchung dadurch über das im Anfang gesteckte Ziel allzuweit hinausgewachsen sein würde.

Die Form der Phyllodien, welche oben in den Fig. 78 und 80 von *A. longifolia* und *A. heterophylla* abgebildet wurde, wiederholt sich bei zahlreichen Arten mit grösseren und geringeren Abweichungen. Diese Phyllodien sind flache, pergamentartig dünne Platten.

In Fig. 81 sind einige weitere Beispiele dieser Plattenform gezeichnet. *1* sind zwei der kürzeren, länglichen, ziemlich symmetrischen Phyllodien von *A. brachybotrya* mit fiedriger Nervatur, an die Blätter mancher *Salix*-Arten erinnernd; sie sind scharf gegen den Stengel abgesetzt. In dieser Hinsicht weichen die ähnlich gestalteten Phyllodien von *A. anceps (2)* ab, deren verschmälerte Basis flügelartig am Stengel herabläuft; ähnlich verhält sich die nicht gezeichnete *A. homalоclada*. Durch die Vielgestaltigkeit der Phyllodien bemerkenswerth ist *A. myrtifolia (3)*, sie können kurz eiförmig *(3a)* oder lang und linealisch *(3c)* sein, und zwischen diesen Extremen finden sich mancherlei Uebergänge *(3b)*. Die breiten kurzen Blätter sind fiedernervig, in den langen schmalen tritt nur ein Mittelnerv mit Schärfe hervor. Andere Arten besitzen constant Phyllodien von der Gestalt der Fig. 81, *3c*, so die häufig kultivirte *A. stenophylla*, bei der sie sehr lang werden können. Auch die in Fig. 81, *4* abgebildete *A. linearis* mit grasartig feinen Blättern gehört zu diesen letzteren.

In Fig. 82 sind einige Arten mit besonders grossen und breiten Phyllodien dargestellt, deren Nervatur eine reiche Entwickelung zeigt und an wohl ausgebildete dikotyle Blattspreiten erinnert; auch ist bei diesen Arten der spreitenartige Theil des Phyllodiums durch einen kurzen Stiel gegen den Stengel abgesetzt. *1* der Fig. 82 gehört zu *A. urophylla*, die durch zwei dornartige Nebenblätter ausgezeichnet ist; *2* zu *A. dimidiata*, mit sehr grossen und ganz unsymmetrischen Phyllodien; *3* zu *A. denticulosa*, deren Rand unregelmässige Sägezähne bildet, welchen, wie auch den hervortretenderen Nerven kopfförmige Drüsenhaare aufsitzen; *4* zu *A. retivena*, deren Gestalt wieder annähernd symmetrisch ist. Die Phyllodien von *A. retivena* sind mit dichten, kurzen Filzhaaren überzogen, was in der Abbildung nicht ausgedrückt werden konnte.

Während die Arten der letzten Figur ausser der Breite durch die mehr weniger scharf hervortretende Nervatur bemerkenswerth sind, tritt diese in den etwas sichelförmigen Phyllodien von *A. cultriformis*, mit Ausnahme einer Mittelrippe, wieder ganz zurück.



Fig. 82.
1 A. urophylla; 2 A. dimidiata; 3 A. denticulosa; 4 A. retivena.

Fig. 83 ist eine Samenpflanze dieser Art. Auf ein einfach gefiedertes Erstlingsblatt folgen vier doppelt gefiederte Blätter mit je einem Fiederpaar. Von diesen sind die Blattstiele der beiden untersten



Fig. 83. *A. cultriformis.*

normal, der des dritten zeigt den Anfang einer Erbreiterung nach oben, der Stiel des vierten bildet schon den Anfang zu den Phyllodien, die ihrerseits an der Spitze nichts von einer Spreite erkennen lassen. Die Kotyledonen sind bereits abgefallen.

Der Typus der Phyllodien von *A. cultriformis* zeigt bei anderen Arten die mannigfachsten Abwandlungen nach Form und Grösse.



Fig. 84. *1 A. cuneata; 2 A. bidentata; 3 A. obliqua; 4 A. hastulata.*

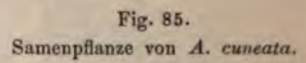


Fig. 85. Samenpflanze von *A. cuneata.*



Fig. 86. *1 A. armata; 2 A. decipiens; 3 A. pilosa.*

In Fig. 84 sind einige Beispiele nach Herbarexemplaren gezeichnet. *1* gehört zu *A. cuneata*, *2* zu *A. bidentata*, *3* zu *A. obliqua*, *4* zu *A. hastulata*; letztere erinnert im Habitus ganz an *Daviesia squarrosa*. — Von *A. cuneata* bringt Fig. 85 die Keimpflanze zur Darstellung. Dieselbe besitzt zwei einfach gefiederte Erstlingsblätter mit nur je einem Blättchenpaar, dann folgen zwei doppelt gefiederte Blätter,

von denen bereits das unterste eine geringe Erbreiterung des Blattstiels aufweist.

Noch einige solcher Formen enthält Fig. 86: *1 A. armata*, durch wellig gebogene Phyllodien und stachelartige Nebenblätter ausgezeichnet, *2 A. decipiens*, *3 A. pilosa*, ein handhoher Strauch mit steifhaarigen Phyllodien. Die Samenpflanze der häufig kultivirten *A. decipiens* ist derjenigen von *A. cuneata* ähnlich, nur tragen die beiden einfach gefiederten Erstlingsblätter je zwei Paare von Blättchen; diejenige von *A. armata* trägt auf den untersten Phyllodien ein Paar Fiedern mit ganz winzigen Blättchen. —

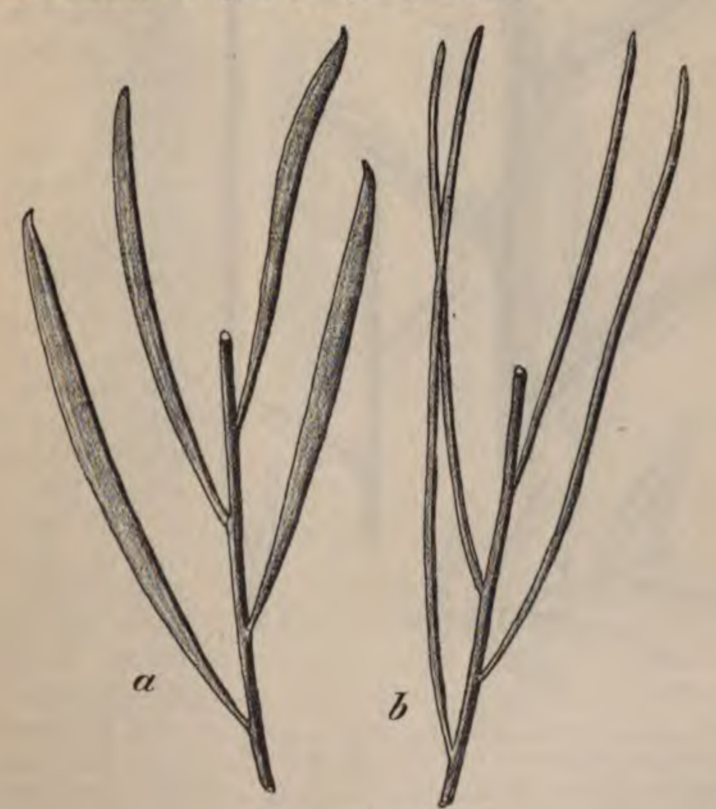


Fig. 87. *A. aneura.*

Ich möchte jetzt an *A. longifolia*, die Grundform, von der wir ausgingen, wieder anknüpfen. Mit dieser steht in der gleichen Serie der Julifloren, die durch einen walzenförmigen Blüthenstand charakterisirt sind, die vielgestaltige *A. aneura*. In Fig. 87*a* ist ein Zweig

gezeichnet mit lineallanzettlichen, flachen Phyllodien, dieselben sind lederartig und viel dicker als die pergamentartigen Blätter von *A. longifolia; b* ist ein anderer Zweig von *A. aneura* mit nahezu stielrunden Phyllodien, und zwischen diesen beiden Extremen finden sich alle Uebergänge. Es ist in hohem Grade interessant, dass bei einer und derselben Art die Gestalt der Phyllodien zwischen der Plattenform und der Binsenform derartig hin und her zu schwanken vermag.



Fig. 88.
1 A. stenoptera; 2 A. quadrisulcata; 3 A. squamata.

Zahlreiche andere Arten von *Acacia* besitzen constant stielrunde, binsenförmige Phyllodien, die bei einzelnen eine beträchtliche Länge erreichen. So der gleichen Gruppe wie *A. aneura* angehörend: *A. ephedroides, xylocarpa, cyperophylla, pityoidea* u. s. w., von denen einige nur ausnahmsweise eine Tendenz zur Abplattung zeigen. Dann giebt es unter den Acacien mit kugeligen Blüthenköpfchen die Serie der Calamiformes, in welcher binsenförmige, stielrunde Phyllodien typisch sind, was in den Speciesnamen *A. teretifolia, juncifolia, scirpifolia, calamifolia* angedeutet wird. Aus dieser Gruppe wurde in Fig. 88, *3* eins der vollkommen stielrunden, mit hakenförmiger Spitze versehenen Phyllodien von *A. squamata* gezeichnet. Diese Art ist in mehrfacher Hinsicht interessant. Die Phyllodien finden sich ziemlich sparsam am Stengel und gleichen ganz den ebenfalls drehrunden Internodien, mit welchen sie sich zu ungefähr gleichem Antheil in die Assi-

milationsarbeit theilen. Die jungen Blüthenstände sind, was bei *Acacia* eine Ausnahme ist, in grosse, trockenhäutige Hochblattschuppen eingeschlossen, die Abbildung zeigt die Knospe eines solchen Blüthenstandes in der Achsel des Phyllodiums. Während der Schutz der jugendlichen Geschlechtsblätter bei den meisten Arten nur durch den Kelch und die Blumenkrone versehen wird, fehlen bei *A. squamata* in Correlation zur Bildung der Hochblattschuppen Kelch und Krone gänzlich. Dabei enthält die einzelne Blume mehr als hundert Staubfäden.



Fig. 89. *1 A. verticillata; 2 A. juniperina; 3 A. conferta; 4 A. lycopodifolia; 5 A. minutifolia.*

Im Querschnitt vierkantig, mit stechender Spitze versehen sind die zerstreut stehenden Phyllodien von *A. quadrisulcata* in Fig. 88, 2, die dadurch an Coniferennadeln erinnern. Sie bilden den Uebergang zu den bald mehr, bald weniger regelmässig in Wirteln angeordneten Nadeln von *A. verticillata*, Fig. 89, *1*. Die Phyllodien dieser Art sind vertical etwas abgeplattet und bilden meist regelmässige, doch nicht alternirende Wirtel von 6—12 Gliedern, manchmal stehen sie unregelmässiger und nur in Halbquirlen, ein Zweig mit solcher Beblätterung wurde gezeichnet. Im Habitus ähnlich ist *A. juniperina* (Fig. 89, 2), doch stehen bei dieser die Nadeln gewöhnlich einzeln oder höchstens zu zwei oder drei an einem Stengelquerschnitt. Ferner wurden (Fig. 89) gezeichnet in *3 A. conferta*, mit dicht und unregelmässig stehenden Phyllodien,

und in *4 A. lycopodifolia*, deren behaarte, fadenförmige, gefurchte Phyllodien in höchst regelmässigen Wirteln angeordnet sind; *4a* zeigt diese Blattwirtel in der Nähe der Stengelspitze, *b* nach Streckung der Internodien. An Samenpflanzen folgen diese Phyllodien unvermittelt auf doppelt gefiederte Erstlingsblätter. In *5a* endlich ist ein Zweig der *Calluna*-artigen *A. minutifolia*, welche von allen Acacien die kleinsten Phyllodien besitzt, zur Darstellung gebracht; *5b* ist ein schwach vergrössertes Stück eines solchen Zweiges, um die Form der Phyllodien besser erkennen zu lassen. Diese Phyllodien sitzen gewöhnlich zu zwei oder drei beisammen und bilden einen Halbquirl, mitunter steht auch ein Phyllodium dicht unter dem andern. Diese Stellung liess mich daran denken, dass die Halbquirle in Wirklichkeit Kurztriebe mit ganz reducirter Achse sein möchten, allein es gelang bisher nicht, eine Thatsache aufzufinden, die geeignet gewesen wäre, diese Muthmassung zu rechtfertigen. Die Stellung der Blätter, bald in Vollwirteln bald in Halbwirteln ist offenbar eine manchen phyllodinen Acacien eigenthümliche Erscheinung, ohne dass man darum Grund hätte, einen solchen Halbquirl von Phyllodien einem Kurztriebe oder einem Einzelblatt morphologisch gleich zu setzen; ich theile in Fig. 90 noch ein paar Beispiele aus der Gruppe der *A. lycopodifolia* mit von Arten, die etwas grössere Blätter besitzen: *1* ist ein Zweig von *A. cedroides* mit Vollwirteln, an denen auch die Nebenblätter wenigstens angedeutet werden konnten; *2 A. subternata*, *3 A. conjunctifolia*, die beiden letzteren mit Halbwirteln.



Fig. 90.
1 A. cedroides, 2 A. subternata; 3 A. conjunctifolia [*2* und *3* nach F. v. Müller copirt].

Nach dieser Uebersicht kehre ich zu *A. verticillata* zurück, weil man bei dieser Art die Blattnatur der Nadeln in Zweifel gezogen hat.

Fig. 91, *1*, ist eine Keimpflanze von *A. verticillata*, die in Anbetracht, dass untergeordnete Schwankungen häufig sind, als normal gelten mag. Unmittelbar über den Kotyledonen steht ein einfach gefiedertes Erstlingsblatt mit vier Fiederpaaren; dann folgen zwei doppelt gefiederte Blätter mit je einem Fiederpaar und zwei schuppenförmigen Nebenblättern an der Basis des Blattstiels. Hieran schliessen sich unvermittelt die Phyllodien: zuerst ein aus dreien gebildeter Halbwirtel, dann ein einzeln stehendes, dann ein viergliederiger Wirtel, darauf wieder zwei im Halbwirtel, endlich Wirtel in regelmässiger Folge. Diese Phyllodien besitzen ent-



Fig. 91. *1* Normale Keimpflanze von *A. verticillata*; *2* abnorme Keimpflanze der gleichen Art.

weder gar keine oder nur rudimentäre Nebenblätter. Die Nebenblätter treten am regelmässigsten an solchen Phyllodien auf, in deren Achseln sich ein Seitenspross entwickelt; diese entstehen immer nur in der Achsel eines einzigen Wirtelblattes und nur in einzelnen Wirteln, die meisten Wirtel tragen keine Seitensprosse. Aus diesem Grunde hat Kaufholz[1]) die Ansicht geäussert, dass nur die sprosstragenden Nadeln von *A. verticillata* wirkliche Phyllodien beziehungsweise Blätter seien, und sucht diese Meinung noch durch e

1) l. c., p. 31.

andere Argumente zu stützen. Die in der Achsel einen Spross tragende Nadel ist etwas abweichend geformt, ihre „obere Kante ist gebrochen, die am Stamm verlaufende Rippe, die dies Glied trifft, tritt stärker hervor“. Auch anatomische Unterschiede sollen vorhanden sein, die l. c. ausführlich besprochen werden. Wie die übrigen, d. h. sterilen Nadeln aufzufassen seien, lässt Kaufholz unentschieden und bemerkt nur: „Jedenfalls sind sie morphologisch dem Phyllodium nicht gleichwerthig.“

Abgesehen davon, dass mitunter auch an sterilen Nadeln rudimentäre Nebenblätter vorkommen, habe ich die von Kaufholz angegebenen Merkmale der fertilen Nadeln keineswegs immer gefunden; es giebt wenigstens fertile Nadeln, die unter sich keine stärker hervortretende Stengelleiste zeigen, dagegen scheint der von Kaufholz angegebene Buckel auf der Oberseite der fertilen Nadeln constant vorzukommen, dazu findet sich an dieser Stelle stets ein sogenanntes extraflorales Nectarium, wie sie an den Phyllodien von *Acacia* ziemlich verbreitet sind — ich habe diese Gebilde in der Abhandlung sonst weiter nicht berücksichtigt. Meinerseits bin ich aber trotzdem überzeugt, dass man sämmtliche Nadeln von *A. verticillata* als Phyllodien anzusehen hat.

Ein meines Erachtens entscheidendes Argument gegen die Auffassung von Kaufholz ergeben abnorme Keimpflanzen, die ich mehrfach beobachtete; in Fig. 91, 2, ist ein Stück einer solchen gezeichnet. Die Kotyledonen, das einfach gefiederte Erstlingsblatt und die normalen doppeltgefiederten Blätter sind weggeschnitten. Dann folgen Nadeln, die nur ganz wenig länger sind als die gewöhnlichen, ihnen sonst aber völlig gleichen, auch in der dunkelgrünen Färbung und dem Fehlen der Nebenblätter. Dieselben weichen von den normalen Nadeln dadurch ab, dass sie unter ihrer Spitze kleine Fiederblättchen tragen. An der untersten findet sich ein Paar von Doppelfiedern, die eine Fieder mit sechs, die andere mit zwei Blättchen. Die nächsten drei Nadeln tragen nur je zwei Blättchen, sind also einfach gefiedert; hierauf folgt eine Nadel, die auf der einen Seite ein Blättchen, an der andern ein gestieltes Blättchenpaar trägt; dann eine solche mit nur einem, sehr kleinen Blättchen; endlich die normalen Nadeln ganz ohne Blättchen. Daraus scheint mir die Phyllodiennatur der Nadeln unabweislich zu folgen, weil man die abnorm auftretenden Blättchen doch nur als Rückschlagsbildungen deuten kann. Auch sind mir Sämlinge von *A. verticillata* vorgekommen, bei denen oberhalb der normalen

Fiederblätter erst mehrere gewöhnliche, d. h. blättchenlose Nadeln standen und dann eine, und zwar sterile Nadel mit einigen Blättchen an der Spitze folgte. Ferner sah ich einen untersten Achselspross an einer Keimpflanze, dessen unterste Nadeln an der Spitze Blättchen trugen.



Fig. 92. *1 A. triptera; 2 A. incurva; 3 A. continua.*

Bei diesen abnormen Keimpflanzen muss das morphologische Gleichgewicht im Vegetationspunkt durch eine unbekannte Ursache eine Erschütterung erfahren haben, welche den sonst ruhenden Impuls zur Bildung von Blättchen an den Phyllodien auslöste.

Denn für gewöhnlich findet man keine Spur eines Blättchenrudiments an den eigentlichen Nadeln[1]). —

Es erübrigt die Betrachtung einer letzten Gruppe von Acacien, bei welchen die Phyllodien durch ihre Verschmelzung mit dem Stengel in analoger Weise zur Bildung von Phyllocladien hinführen, wie unter den Nadelhölzern die *Juniperus*-Blätter zu den Phyllocladien von *Thuja*.

Schon früher haben wir in *A. anceps* (Fig. 81, 2) eine Form kennen gelernt, bei welcher der untere Rand des Phyllodiums am Stengel etwas herabläuft und Flügelleisten an diesem hervorruft. Das tritt schärfer hervor an den in Fig. 92 abgebildeten Arten, deren in drei Orthostichen angeordnete Phyllodien nicht in scharfer Gliederung vom Stengel sich abheben, sondern an diesem gleichsam hinabfliessen und mit ihm zu einem mehr weniger einheitlichen Assimilationsorgan verschmelzen, während bei den meisten Phyllodinen der Stengel nur als Träger der Assimilationsorgane anzusehen ist und die Blätter in untergeordneter Weise in ihrer Arbeit unterstützt. Die drei Arten weisen unter sich bemerkenswerthe Verschiedenheiten auf. *1 A. triptera* besitzt breite pergamentartige Phyllodien, welche an diejenigen von *A. cultriformis* erinnern; *2 A. incurva* trägt lange, zweischneidig-nadelförmige Phyllodien mit einer stark hervortretenden Mittelrippe; die Phyllodien von *3 A. continua* sind dornartig, nahezu stielrund und bilden mit dem Stengel eine phyllocladienartige Einheit.

Die zuletzt besprochenen Arten sind Repräsentanten von Bentham's Serie der Continuae. Von diesen unterscheidet sich die Serie der Alatae hauptsächlich durch die Zweizeiligkeit der Phyllodien, so dass die Stengelflügel in einer Ebene liegen. In Fig. 93 ist eine Zweigspitze von *A. alata* mit jungen Blüthenständen gezeichnet. Die Phyllodien verschmelzen miteinander und mit dem Stengel, an den sie mit breiter Basis anschliessen, sie erscheinen wie die Zähne einer groben Doppelsäge, durch deren Mitte der Stengel sich wie eine Rippe hinzieht. Die Phyllodien sind aber noch deutlich individualisirt, jedes trägt an der Basis zwei dornartige Nebenblätter, und in ihren Achseln entspringen aus dem eigentlichen Stengel vegetative Seitenachsen und Blüthenstände.

Fig. 94 ist den Keimpflanzen von *A. alata* gewidmet. *1* ist ein ganz junger Sämling, doch sind die Kotyledonen bereits abgefallen, das Hypokotyl zeigt neben dem Ursprung der Hauptwurzel

1) Vergl. auch die Anmerkung auf p. 570.

eine Verdickung. Gekreuzt zu den Kotyledonen und annähernd in gleicher Höhe stehen zwei einfach gefiederte Erstlingsblätter mit je zwei Blättchenpaaren, auf diese folgt, in der Stellung wiederum gekreuzt, ein erstes, nadelförmiges Phyllodium. *2* ist eine weiter entwickelte Samenpflanze. Die beiden Erstlingsblätter sind noch vorhanden, auf sie folgen in gekreuzter, doch fortan regelmässig



Fig. 93. *A. alata.*

Fig. 94. Keimpflanzen von *A. alata.*

alternirender Stellung ein unteres, schmaleres, dann ein höheres, etwas breiteres Nadelblatt, beide noch mit schmaler Basis gegen den Stengel abgesetzt, dann beginnt die normale Phyllocladienbildung [1]).

1) Ich habe eine grössere Zahl von Keimpflanzen der *A. alata* beobachtet, die alle das gleiche Verhalten zeigten.

Der *A. alata* ähnlich gestaltet ist *A. glaucoptera* (Fig. 95, *1*). Ihre Phyllodien sind mehr gerundet und erinnern dadurch an *A. anceps;* die Nebenblätter sind nicht dornig, sondern schuppenförmig.

Den letzten Schritt thut in der Reihe der Alatae die Metamorphose bei *A. diptera* (Fig. 95, *2*). Hier haben sich die Phyllodien derartig breit an den Stengel angesetzt und sind so mit ihm verbunden, dass man mit Fug von Phyllocladien sprechen kann. Immerhin lässt sich aus den alternirenden Einschnitten des Randes genau die Anzahl der Phyllodien feststellen, die ein solches Phyllocladium zusammensetzen. — Diese Art ist noch bemerkenswerth durch ihre Schwankungen in der Breite (vergl. *a* und *b* der Fig. 95, *2*), welche die Phyllodien nicht nur verschiedener Individuen, sondern derselben Pflanze darbieten. Bei beiden Formen sind die Seitenäste, die in den Einschnitten des Randes entstehen, nahe über ihrer Basis noch flügellos, und die Phyllodien sind hier nur als unscheinbare Schüppchen angedeutet.



Fig. 95. *1 A. glaucoptera; 2a, b* zwei Formen von *A. diptera.*

Ich beschliesse diese Skizze der Alatae mit *A. stenoptera*, welche bereits in Fig. 88, *1* auf p. 584 abgebildet wurde. Bei dieser Art treten die einzelnen Phyllodien wieder viel mehr hervor als bei *A. diptera,* mit der sie darin übereinstimmt, dass die Breite der Phyllodien wie der Stengelflügel grossen Schwankungen unterliegt. Bei den schmalblätterigen Formen von *A. stenoptera* werden die Phyllodien ganz nadelartig, sie erinnern an die untersten, nadelförmigen Phyllodien der Keimpflanze von *A. alata;* bei solchen Formen ist der

Stengel auch kaum noch geflügelt zu nennen. F. v. Müller bildet in seiner Iconographie der Acacien ein kleines, blühendes Exemplar von *A. stenoptera* ab, an dem ein gefiedertes Erstlingsblatt erhalten ist; dasselbe zeigt einen schmal geflügelten, am Stengel nicht herablaufenden Stiel, der zwei Fiedern mit je drei Paaren verhältnissmässig grosser Blättchen trägt. Wenn man dies Erstlingsblatt sowie die untersten Nadelblätter von *A. alata* neben den Nadelblättern der schmalen Form von *A. stenoptera* berücksichtigt, könnte man zu der Vermuthung gelangen, dass die Phylembryonen der Alatae nadelförmige Phyllodien besassen. Ein eigenthümliches Merkmal kommt hinzu — und chemische Kennzeichen können unter Umständen für die Bestimmung des Verwandtschaftsgrades ebenso wichtig sein wie morphologische: die Wurzeln der Keimpflanzen sowohl von *A. verticillata* wie von *A. alata* besitzen einen deutlichen Knoblauchsgeruch, den ich bei anderen Arten nicht bemerkt habe. Indessen fehlt es zum Aufbau einer Phylogenie der phyllodinen Acacien noch gar sehr an den nöthigsten Handhaben.

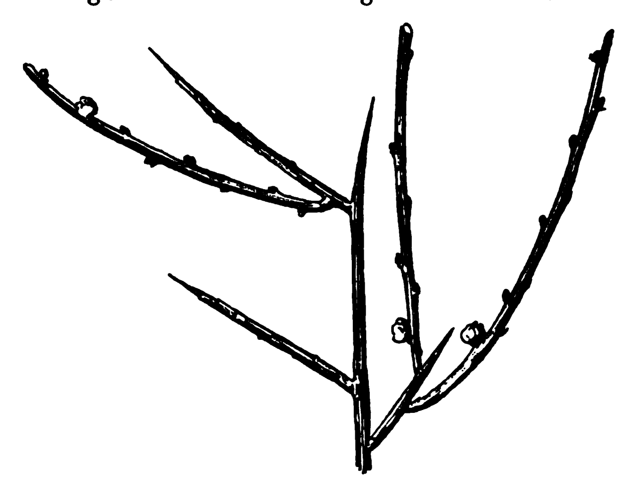


Fig. 96. *Acacia spinescens.*

Den Beschluss der Uebersicht über den Habitus der Acacien möge die Betrachtung von *A. spinescens* bilden (Fig. 96). Bei dieser Art sind gar keine assimilirenden Phyllodien vorhanden, die Blätter sind reducirt auf kleine, trockenhäutige Schuppen, in deren Achseln Blüthenstände stehen können; die Assimilation wird ausschliesslich versehen durch die Rinde der drehrunden, in eine Dornspitze auslaufenden Zweige des Stengels. *A. spinescens* dürfte ihre nächsten Verwandten unter den Calamiformes haben, da zwei Arten dieser

Serie, *A. tetragonocarpa* und *A. restiacea,* gewöhnlich Schuppenblätter tragen und nur vereinzelt stielrunde Phyllodien, die wie bei *A. squamata* den Internodien sehr ähnlich sind. Sollte *A. spinescens*, was nicht unwahrscheinlich ist, von derartigen Formen abstammen, so würde der Abänderungsprocess nicht darin bestanden haben, dass die Phyllodien allmählich immer kleiner wurden und sich schliesslich in Schuppen umwandelten; sondern an Stelle eines Theils der grossen, ansehnlichen Phyllodien traten unvermittelt Schuppenblätter auf, während zugleich die Internodien einen steigenden Antheil an der Assimilation nahmen. Die Phyllodien wurden dann immer seltener gebildet, ohne ihre Grösse zu verringern; schliesslich geriethen sie bei *A. spinescens* ganz in Wegfall.

In Abweichung von der Disposition der früheren Capitel habe ich bei Erwähnung der einzelnen Arten von *Acacia* den anatomischen Bau der Blätter beziehungsweise Phyllodien unerörtert gelassen. Es geschah dies, um das aus dem Vergleich des Habitus sich ergebende Gesammtbild so wenig wie möglich zu beeinträchtigen, da unzweifelhaft die äussere Form der Assimilationsorgane von *Acacia* unser Interesse in erster Linie beansprucht; zum Schluss will ich aber nicht unterlassen, einige Bemerkungen über die Structur des Acacien-Blattes hinzuzufügen.

Wir besitzen eine ausführliche Arbeit über die anatomischen Charaktere der Mimosaceen von Coester (München, 1894), in welcher auch eine Reihe von Acacien besprochen wird. — Als ein den Mimosaceen gemeinsames Merkmal hebt der Verfasser (p. 4) hervor, dass eine Hypodermaschicht immer fehlt, dass dagegen durch mächtige Entwickelung der Cuticularschichten sowie durch körnige Wachsüberzüge oder Harzauflagerungen die Blätter gegen Einflüsse der „tropischen Temperatur" in hohem Maasse geschützt sind.

Ferner (p. 25): Je mehr die Blätter durch wiederholte Fiedertheilung ihre Grösse verringern, um so mehr nimmt der bifaciale Charakter ab und ein isolateraler Bau stellt sich ein; ein langgestrecktes Palissadengewebe bildet im letzteren Falle nicht nur unter der oberen, sondern in mehr weniger deutlicher Ausbildung auch innerhalb der unteren Epidermis das assimilatorische Gewebe. Ebenso entwickeln die vertical stehenden Phyllodien von *Acacia* beiderseits ein langgestrecktes Palissadengewebe. Die phyllodinen

Arten pflegen ausserdem eine chlorophyllose Mittelschicht zu besitzen, deren Zellen sich durch dickere Wände und Stärkeablagerung auszeichnen; doch fehlt diese Mittelschicht einzelnen Species (p. 28). Die Gefässbündel grenzen an die Mittelschicht, ihr nach aussen gerichteter Basttheil ist von einer Sklerenchymfaserlage umgeben. Bei den grösseren Nerven sind die Zellen der zwischen zwei gegenüberliegenden Gefässbündeln befindlichen Mittelschicht häufig sklerotisirt. An den Rändern des Phyllodiums liegt je ein Gefässbündel, deren Sklerenchym sich an der Spitze zu einem stachelartigen Fortsatz vereinigen kann. Die Spaltöffnungen stehen auf beiden Flächen, die Schliesszellen sind eingesenkt und mit starken Verdickungsleisten versehen, der Spalt wird oft durch wallartig emporgewölbte Cuticularschichten eingeengt (p. 121 ff.).

An diesen Auszug aus den Angaben Coester's reihe ich einige Notizen über die von mir untersuchten Acacien, wobei ich die Reihenfolge inne halte, in der sie oben aufgeführt wurden. Die Untersuchungen wurden ausgeführt an Exemplaren des Kieler Herbars, welche am natürlichen Standort der Pflanze gesammelt waren. In den wenigen Fällen, wo ich Kulturpflanzen benutzte, ist es ausdrücklich hervorgehoben. Es kommt das insofern in Betracht, als die in der feuchten Atmosphäre der Kalthäuser gezogenen Pflanzen keine unmittelbare Uebertragung aller an ihnen gefundenen anatomischen Kennzeichen auf die wilden Individuen zulassen. Ausnahmslos fand ich die Cuticularschichten der Epidermis der kultivirten Acacien erheblich weniger verdickt als bei wildwachsenden Individuen der gleichen Art, so dass die Verdickung der Cuticularschichten die unmittelbare Folge der Einwirkung eines äusseren Agens zu sein scheint. — Um Wiederholungen thunlichst zu vermeiden, habe ich die Epidermis nur in den Fällen erwähnt, wo die Aussenwände ihrer Zellen weniger verdickt waren, oder sonst eine Abweichung von der Regel darboten. Ist von Bastbündeln die Rede, so gehören diese ausnahmslos als äusserer Belag des Phloems zu Gefässbündeln; werden sie subepidermal genannt, so sind sie von der Epidermis immer noch durch eine bis drei Schichten farbloser Zellen getrennt, nur schiebt sich dann zwischen sie und die Epidermis kein Chlorenchym ein. Das in der Mittelschicht der Phyllodien gewöhnlich vorhandene farblose Gewebe habe ich der Kürze halber als Mark bezeichnet, doch dürfte es thatsächlich auch morphologisch dem Mark des Stengels entsprechen. Gewöhnlich beschränke ich mich auf An-

gaben über den Bau der Phyllodien; wenn ich von anderen Gebilden spreche, ist dies ausdrücklich hervorgehoben.

A. dealbata. Kulturexemplar. Die Epidermis der Blättchen wenig verdickt; beiderseits dichte Palissaden, oben etwas länger als unten; dazwischen eine schmale, farblose Mittelschicht.

A. pulchella. Blättchen unterseits rinnenförmig; Epidermis der Oberseite grosszellig, sehr stark verdickt, bis auf die Spitze ohne Spaltöffnungen; untere Epidermis kleinzellig, wenig verdickt, mit vielen eingesenkten Spaltöffnungen. Chlorenchym bifacial, oben Palissaden, unten Schwammgewebe; keine Mittelschicht.

A. longifolia. Phyllodien beiderseits mit zwei Schichten gleichförmiger, schmaler Palissadenzellen; ein ziemlich starkes Mark, in dessen Peripherie beiderseits Gefässbündel liegen, die Bastgruppen der grösseren subepidermal in das Chlorenchym eindringend.

A. heterophylla. Kulturexemplar. Phyllodien denen von *A. longifolia* ganz ähnlich gebaut. Blättchen: beiderseits Palissaden, die der Oberseite länger; dünne, chlorophyllarme Mittelschicht. Blattstiel: subepidermale Bastgruppen alterniren mit Palissaden, im Innern Mark.

A. brachybotrya. In den Rändern subepidermale Bastrippen; beiderseits gleichförmige Palissaden; schmales Mark, in dessen Peripherie kleinere Gefässbündel.

A. anceps. Wie *brachybotrya*, nur ist das Mark beträchtlich stärker.

A. myrtifolia. Wie *brachybotrya*, Epidermis relativ wenig verdickt.


[redacted]

A. denticulosa. Palissaden beiderseits gleich, farblose Mittelschicht mit peripheren Gefässbündeln, in den stärkeren Nerven subepidermale Bastbündel; Structur der Drüsen nicht klar erkennbar.

A. retivena. Wie die vorige.

A. cultriformis. Wie *A. anceps.*

A. cuneata. Palissaden auf der einen Seite länger, als auf der anderen; sehr schmale Mittelschicht; in der Mitte und an den Rändern subepidermale Bastrippen.

A. bidentata. Palissaden gleichförmig, continuirlich, auch am Rande nicht von Bastrippen unterbrochen; dünnes Mark mit Gefässbündeln.

A. obliqua. Palissaden beiderseits gleich. Dünnes Mark mit Gefässbündeln, deren starke Bastsicheln gewöhnlich subepidermal sind; längs diesen Bastrippen zeigt die Oberfläche des Phyllodiums rillenförmige Vertiefungen.

A. hastulata. In der Mitte und am Rande subepidermale Bastrippen. Epidermis wenig verdickt. Chlorenchym beiderseits gleich, locker, kurzzellig; Mark fehlt. Bewohnt sandige und felsige Orte, während man nach der Structur der Phyllodien auf eine Schattenpflanze schliessen würde.

A. armata. Kultivirtes Exemplar. Palissaden auf einer Seite länger als auf der anderen; auch die Gefässbündel führende Mittelschicht meist chlorophyllhaltig. Nur am unteren Rande eine subepidermale Bastrippe.

A. decipiens. Epidermis grosszellig, die Zellen einmal durch eine tangentiale Wand getheilt. Palissaden auf einer Seite länger; Mark fehlt; im Mittelnerv und an den Rändern subepidermale Bastrippen.

A. pilosa. Der *armata* ähnlich, doch die Palissaden beider Seiten ziemlich gleich.

A. aneura. Zahlreiche, plattenförmige, zur Epidermis senkrechte Bastgruppen, damit alternirend Gruppen von Palissaden; im Innern ein dickes Mark, in dessen Peripherie kleinere Gefässbündel liegen. Der Querschnitt des Phyllodiums hat Aehnlichkeit mit dem des Blattes von *Dasylirion acrotriche.*

A. squamata. Der kreisrunde Querschnitt zeigt unter der sehr stark verdickten Epidermis eine ununterbrochene, zweischichtige Lage von Palissaden, darunter Mark, in dessen Peripherie die mit

mässig starken Bastsicheln ausgestatteten Gefässbündel liegen. Das Internodium zeigt einen ähnlichen Bau, doch ist die Palissadenschicht unterbrochen, da die grösseren Bastrippen subepidermal verlaufen; im Innern ein Holzring und Mark.

A. quadrisulcata. In den vier stumpfen Kanten subepidermale Bastbündel, dazwischen Palissaden; im Innern Mark mit zahlreichen kleinen peripherischen Gefässbündeln.

A. verticillata. Was zunächst die sterilen Nadeln der wildgewachsenen Pflanze anlangt, so besitzt die Epidermis ringsum sehr dicke Cuticularschichten, die Spaltöffnungen sind tief eingesenkt. Dabei scheint *A. verticillata* keineswegs ein Xerophyt zu sein, denn nach Flora Austr. II, p. 334, wächst sie an feuchten und sumpfigen Stellen. — Unter der Epidermis liegen vier starke Sklerenchymfaser-Stränge, oben, unten und an den beiden Flanken der Nadel, sie gehören zu Gefässbündeln, die auch auf der Innenseite einige Sklerenchymfasern entwickeln. Mit den Faserbündeln alterniren vier Gruppen langgestreckter, in zwei Schichten geordneter Palissaden, im Innern findet sich farbloses Mark. Hiervon weichen die fertilen Nadeln, welche einen Achselspross tragen, wie schon Kaufholz[1]) hervorhebt, etwas ab; nur beruht die wichtigste anatomische Abweichung in dem Vorhandensein des von Kaufholz nicht angeführten Nectariums auf der Mitte der oberen Kante der Nadel. Zwischen diesem Nectarium und der Spitze ist die fertile Nadel gebaut wie die sterile; zwischen dem Nectarium und der Basis weicht sie dadurch ab, dass in der oberen Kante zwei oder drei kleinere Gefässbündel liegen, über welche das Chlorenchym sich hinwegzieht. Ein Querschnitt durch das Nectarium selbst ergiebt, dass hier die Aussenwände der Epidermis ganz unverdickt sind, während das Gewebe des Nectariums aus zartwandigem, farblosem Parenchym besteht, welches morphologisch dem Chlorenchym entspricht. Unterhalb des Nectariums haben die beiden Gefässbündel sich verbreitert, ihre Bastfasern bilden eine Art von Napf, der das Nectarium umgiebt.

Ich schliesse hieran die Betrachtung der Sämlinge.

Die Blättchen der einfach gefiederten Erstlingsblätter zeigen eine beiderseits wenig verdickte Epidermis; das Chlorenchym ist ausgesprochen bifacial, oben finden sich 1—2 Schichten Palissaden,

---

1) l. c., p. 31.

unten kurzzelliges Schwammparenchym; eine farblose Mittelschicht ist nicht vorhanden. Der Querschnitt der Spindel dieser einfach gefiederten Blätter ist eiförmig mit verticaler Hauptachse, unten etwas breiter als oben. Rings unter der Epidermis findet sich Chlorenchym. Im oberen Theil ist die äussere Schicht des Chlorenchyms palissadenartig gestreckt, darunter kurzzellige grüne Schichten; im unteren Theil ist das Chlorenchym durchweg kurzzellig. Innerhalb des Chlorenchyms liegt farbloses Parenchym, dessen Peripherie im unteren Theil drei grössere, im oberen Theil 4—5 kleinere Gefässbündel eingebettet sind.

Die Blättchen der doppelt gefiederten Blätter besitzen gleichfalls eine wenig verdickte Epidermis, bei ihnen sind auch die Schwammzellen der Unterseite palissadenartig gestreckt, doch kürzer als die Palissaden der Oberseite. Streckenweise ist eine farblose Mittelschicht vorhanden.

Der Querschnitt der Spindel erster Ordnung des untersten doppelt gefiederten Blattes ist etwas mehr nach oben verlängert, als beim einfach gefiederten. Epidermis wenig verdickt, Spaltöffnungen kaum eingesenkt. Chlorenchym oben und an den Flanken palissadenförmig, unten kurzzellig. Unten fünf grössere, oben drei kleinere Gefässbündel. Der Querschnitt der Spindel zweiter Ordnung des gleichen Blattes zeigt sich unten mehr abgeplattet, hier ist gar kein Chlorenchym vorhanden; letzteres beschränkt sich auf den oberen Theil und die Flanken, es besteht aus mehreren Schichten kurzzelliger Palissaden.

Der Querschnitt durch die Spindel erster Ordnung des nächst höhereren Blattes zeigt ein breiteres und kürzeres Oval, oben langzelligeres, unten kurzzelligeres Palissadengewebe läuft ringsum unter der Epidermis her, von dieser aber mehrfach durch farblose Zellen getrennt. Acht ziemlich gleich grosse Gefässbündel in regelmässigen Abständen. Der Querschnitt einer Spindel zweiter Ordnung entspricht derjenigen des untersten Blattes.

Der Querschnitt durch die Spindel erster Ordnung eines obersten doppelt gefiederten Blattes zeigt ein nach oben und unten verschmälertes Oval, es besteht aus einer grösseren oberen und einer kleineren unteren Hälfte. In letzterer finden sich drei grössere Gefässbündel, eins unten, zwei in den Flanken, sie durchbrechen mit ihrem Basttheil das Chlorenchym und sind von der Epidermis nur durch farblose Zellen getrennt. Die kleineren Gefässbündel im oberen Theil liegen innerhalb der Chlorenchymschicht. Die

Zellen des Chlorenchyms sind überall dicht, doch oben länger, unten kürzer. Der Querschnitt einer Spindel zweiter Ordnung ungefähr wie bei den vorigen Blättern.

Der Querschnitt durch den vorderen Theil eines Nadelblattes aus einem der untersten Wirtel der Keimpflanze, das in seiner Achsel eine Seitenknospe trug, zeigte ziemlich weitgehende Uebereinstimmung mit dem Querschnitt des Stiels eines obersten Fiederblattes. Die Gefässbündel im oberen Theil desselben liegen unterhalb des Chlorenchyms, das durchweg gleichförmiger ausgebildet ist; im unteren Theil einer solchen Nadel liegen drei subepidermale Gefässbündel. Der Querschnitt durch ein steriles Nadelblatt des nämlichen Quirls zeigt dagegen Uebereinstimmung mit dem oben beschriebenen Querschnitt der Nadel einer wildwachsenden Pflanze; es sind nur vier grössere Gefässbündel vorhanden, von denen auch das obere subepidermal liegt und das Chlorenchym durchbricht. Hieraus scheint mir nur zu folgen, dass in den fertilen Nadeln der Pflanze die Metamorphose nicht so weit geht, wie in den sterilen, die sich in ihrer Structur auch von den Spindeln der Fiederblätter noch weiter entfernen als jene.

Bei *A. verticillata* muss auch der Stengel den Assimilationsorganen zugerechnet werden. Er ist gefurcht, radiär gebaut und zeigt unter der Epidermis 3—4 Schichten kurzer Chlorenchymzellen, darunter den Gefässbündelring, dann Mark.

A. juniperina. Stimmt im Bau der Nadeln mit *A. verticillata* überein, es sind vier symmetrisch vertheilte, subepidermale Bastrippen vorhanden; doch ist das vertical ausgedehnte Mark viel schmaler.

A. conferta. Flach gedrückt, doch nicht zweischneidig. Unter der Epidermis continuirliche Palissaden in zwei Schichten, innerhalb derselben eine schmale, grosszellige Markplatte mit kleinen Gefässbündeln.

A. lycopodifolia. Querschnitt rundlich, etwas ausgerandet. Lange Palissaden in continuirlicher, einfacher Schicht, in der Peripherie des Markes Gefässbündel mit Bastgruppen, darunter ein grösseres.

A. minutifolia. Querschnitt oblong. Palissaden continuirlich, lang und schmal; Mark grosszellig. Gefässbündel mit starken Bastsicheln, dem innersten Theil des Chlorenchyms eingebettet.

A. cedroides. Querschnitt ein stumpfeckiger, fünfseitiger Stern mit flachen Furchen zwischen den Rippen; in den letzteren subepidermal starke Bastbündel, mit denen Palissaden alterniren; innen Mark.

A. triptera. Unter der Epidermis schmale, tiefe Bastgruppen in opponirter Stellung, mit denen Palissaden alterniren, im Innern Mark. Der Bau auch dieser Phyllodien gleicht demjenigen der Blätter von *Dasylirion*.

A. incurva. Querschnitt nahezu oval. In regelmässigen Abständen vier starke, subepidermale Bastrippen, damit alternirend 2—3 Schichten langer Palissaden; im Innern Mark.

A. continua. Querschnitt fast kreisrund mit vier symmetrischen Bastgruppen, mit denen die mehrschichtigen Palissaden alterniren, welche oben etwas länger als unten sind.

A. alata. Die Isolateralität der Phyllodien ist insofern keine vollständige, als die Palissaden auf der einen Seite etwas länger sind als auf der andern. Die Zellen der Markschicht sind wie die Palissaden senkrecht zur Oberfläche gestreckt. Die Gefässbündel mit Ausnahme der Hauptrippen innerhalb des Chlorenchyms.

A. glaucoptera. Der *A. anceps* in der Structur ähnlich. Palissaden beiderseits nahezu gleich, in mehreren Schichten; mehrschichtiges Mark mit ziemlich isodiametrischen Zellen.

A. diptera. Beiderseits kurze Palissaden, die dünne Mittelschicht chlorophyllhaltig. Epidermis mässig verdickt.

A. stenoptera. In der Mittelrippe zwei kräftige, einander gegenüberstehende Bastbündel, ebenso am unteren Rande, während am oberen Rande des Phyllodiums nur ein Bastbündel vorhanden ist. Zwischen diesen Bastbündeln mehrschichtige Palissaden, beiderseits gleich. Innerhalb davon farbloses Mark, dem kleine Gefässbündel eingebettet sind, im oberen Theil in der Medianschicht, im unteren Theil in zwei durch Markzellen getrennten Schichten.

A. spinescens. Der kreisförmige Querschnitt des Internodiums zeigt innerhalb der sehr verdickten Epidermis 10—12 grössere Bastgruppen, mit denen Palissaden alterniren; auf der Innenseite der letzteren kleinere Bastgruppen. Es folgt der Holzring, dessen Bündel auch auf der Innenseite Bastsicheln tragen, endlich das Mark.

VII. Rückblicke und Schlussbemerkungen.

Die Vergleichung kann dahin führen, als Grundform des Blattes der Leguminosen das dreizählige Blatt anzusehen, wie es z. B. in den gewöhnlichen *Trifolium*-Blättern uns entgegentritt. Von dieser Form lässt sich durch Schwinden der Seitenblättchen das einfache Blatt, durch Vermehrung der Seitenblättchen das unpaarig gefiederte Blatt ableiten; verkümmert bei letzterem das Endblättchen, so entsteht das paarig gefiederte Blatt. Das fünf- und siebenzählige Blatt, welches wir bei *Lupinus* finden, ist aus dem dreizähligen deducirbar durch Einschalten von Blättchen, ohne dass die Spindel sich streckt. Damit würde der sogenannte morphologische Zusammenhang der Blattformen der Leguminosen entwickelt sein.

Ob mit solcher Construction wissenschaftlich Etwas gewonnen ist? —

Fordert man von der Wissenschaft, in allen Erscheinungen die causale Verknüpfung aufzudecken, so ist die Frage zu verneinen. Allein so eng begrenzt ist die Aufgabe der Wissenschaft nicht. Wollte man in den Problemen stets die Aufklärung des Causalnexus verlangen, so würde wegen unseres Unvermögens zu solcher Leistung der Spielraum der Wissenschaft eine ungerechtfertigte Einengung erfahren. Darum stellt man der Wissenschaft im Allgemeinen leichtere Aufgaben; man ist zufrieden, wenn sie die Erscheinungen beschreibt und classificirt. Dadurch wird nicht ausgeschlossen, dass es uns gelingen kann, zwischen zwei und mehr Erscheinungen den ursächlichen Zusammenhang festzustellen, und der uns angeborene Trieb, die Vorgänge in der Natur als Wirkung von Ursachen zu erkennen, wird immer dahin führen, dass wir über die Ermittelung einer causalen Beziehung besondere Genugthuung empfinden[1]).

Wir werden uns daher ungern bei solchen Deductionen der formalen Morphologie beruhigen, wie sie diesen Abschnitt einleitete; wir werden sogleich fragen, **warum** soll das dreizählige Blatt die Grundform sein und nicht etwa das einfache, von dem sich jenes doch ebenso gut ableiten lässt durch Hinzufügen zweier seitlicher Blättchen am Stiel. Ja, man würde auch jede andere bei den Leguminosen vorkommende Blattgestalt als die Grundform ansehen

1) Vergl. u. a. mein Lehrbuch der Botanik, p. 403 ff.

können, nicht nur die einfachste, sondern auch die complicirteste, aus der alle einfacheren durch verschiedene Schritte der Reduction sich ableiten lassen. Wo finden sich Anhaltspunkte, um das Richtige zu treffen?

Niemals werden wir im Stande sein, bei vergleichend morphologischen Betrachtungen uns von der Basis zu lösen, auf welcher das jeweilige Gebäude der Wissenschaft ruht, den Standpunkt zu verlassen, welchen die wissenschaftlichen Anschauungen der Gegenwart uns aufnöthigen. Dieser Standpunkt lässt sich zur Zeit klar definiren als der Standpunkt der Descendenztheorie. Ob er der richtige ist? — Ich für meine Person glaube es; aber ob er für immer haltbar sein wird, kann nur die Zukunft erweisen. Auch lässt sich nicht viel dagegen machen, wenn Jemand sich gegen die Descendenztheorie skeptisch verhält. Denn was man heute Beweise dieser Theorie nennt, sind immer nur Indicienbeweise für Einzelheiten, deren Verallgemeinerung sich anfechten lässt, und die weit entfernt sind von der Ueberzeugungskraft eines Beweises, wie ihn der Mathematiker für die von ihm gefundenen Wahrheiten beizubringen vermag. Die Descendenztheorie mit Newton's Gravitationstheorie oder Copernicus' Theorie des Sonnensystems auf eine Stufe zu stellen, halte ich für verkehrt. Doch dürfen wir meines Erachtens darauf bestehen, dass die Indicien ausreichen, um es zu rechtfertigen, wenn wir die Descendenztheorie zur einstweiligen Voraussetzung unserer biologischen Untersuchungen erheben. —

Auch bei der Frage nach der Grundform des Leguminosenblattes werden wir von dieser Voraussetzung beeinflusst. Unwillkürlich fragen wir: ist die morphologische Grundform zugleich die phylogenetische Urform? Von diesem Gesichtspunkte aus aber halte ich es für zweifelhaft, ja, für wenig wahrscheinlich, dass die Mehrzahl der bekannten Leguminosen von Pflanzen abstammt, welche dreizählige Blätter besassen. Acceptiren wir den Satz Schäffer's[1]), dass die Basis eines Sprosses die phylogenetisch ältesten Charaktere zeigt, die Spitze die jüngsten, so gelangen wir bei Berücksichtigung der auf die Kotyledonen folgenden Erstlingsblätter zu dem Schlusse, dass wenigstens bei den Papilionaceen eher das ungetheilte Blatt die Urform im Sinne der Descendenztheorie sei. Nachstehend eine Zusammenstellung, die sich neben eigenen Beobachtungen auf die Angaben Lubbock's stützt:

1) Schäffer, l. c., p. 38.

Tribus	Gestalt der Erstlingsblätter
Podalyrieen	ungetheilt,
Genisteen	ungetheilt oder dreizählig; bei *Lupinus* mehrzählig,
Trifolieen	ungetheilt,
Loteen	ungetheilt,
Galegeen	ungetheilt,
Hedysareen	ungetheilt oder gefiedert,
Vicieen	ungetheilt oder gefiedert,
Phaseoleen	ungetheilt oder dreizählig,
Dalbergieen	ungetheilt oder gefiedert,
Sophoreen	ungetheilt oder gefiedert.

Danach kommen in sämmtlichen Tribus Arten mit ungetheilten Erstlingsblättern vor, in vier Tribus sind keine anderen beobachtet. Dreizählige Erstlingsblätter werden nur für zwei Tribus angegeben und nur neben ungetheilten. Dies spricht, wie mir scheint, keineswegs zu Gunsten des dreizähligen Blattes als der Urform. In den Fällen, wo auf die Kotyledonen dreizählige oder gefiederte Blätter folgen, kann man annehmen, dass in der Ontogenie das einfache Erstlingsblatt ausgelassen wurde. Für die Zulässigkeit solcher Annahme fällt die Thatsache in's Gewicht, dass an Sämlingen von *Ulex europaeus* auf die Kotyledonen bald dreizählige, bald einfache Erstlingsblätter folgen; es liegt also im Bereich der Variation einer Species, ob die einfachen Erstlingsblätter übersprungen werden oder nicht. — Bei den Caesalpiniaceen kommen auch gefiederte oder einfache *(Cercis)* Erstlingsblätter vor, bei den Mimosaceen lediglich gefiederte.

Für die meisten Leguminosen würden also die Erstlingsblätter der Samenpflanzen auf Phylembryonen mit ungetheilten Blättern hinweisen unter der Voraussetzung, dass der Schäffer'sche Satz unser Zutrauen verdient, was hier nicht weiter erörtert werden soll. Indessen habe ich bereits mehrfach betont, dass mir der monophyletische Ursprung der Leguminosen zweifelhaft ist, und darum concedire ich ohne Weiteres, dass z. B. in der näheren Ahnenreihe der heutigen Mimosaceen vielleicht einfache und dreizählige Blätter gar nicht vorgekommen sind, während andere Gruppen von Pflanzen mit einfachen oder dreizähligen Blättern abstammen können. Es kommt ja ganz darauf an, wie weit man den Stammbaum einer Pflanzengruppe zurück verfolgen will, und hierbei geräth man schnell auf ein Gebiet unsicherster Combinationen, da die Thatsachen sich

im undurchdringlichen Nebel der Vergangenheit verlieren. Immerhin sind solche Erwägungen geeignet, den Werth der „morphologischen Ableitung“ einzuschränken, wofern man sich nicht mit bloss formalen und classificirenden Ergebnissen der Untersuchung begnügen will. —

Wenn wir bei den Leguminosen ungetheilte, drei- bis mehrzählige, paarig und unpaarig gefiederte Blätter antreffen, so sind damit nur die allgemeinsten morphologischen Schemata bezeichnet. Welch' mannigfaltige Abwandlungen innerhalb dieser Kategorien vorkommen, bildete den Gegenstand der vorausgegangenen Abschnitte. Diese Abwandlungen umfassen die meisten der im Pflanzenreich überhaupt vorkommenden Blattgestalten; nur Blätter mit haarförmig fein zertheilten Zipfeln, wie bei *Meum athamanticum*, bei *Foeniculum*, bei *Ranunculus aquatilis*, sah ich bei Leguminosen nicht; auch succulente Formen scheinen nicht vorzukommen. Dafür treten uns anderweitige Metamorphosen des Blattes in reichster Fülle entgegen. An der Stelle der normalen, plattenförmigen Blätter finden sich binsenförmige, statt der horizontalen Platte erscheinen verticale Platten. Auch können alle Laubblätter zu chlorophylllosen Schuppen reducirt sein; der assimilirende Apparat ist dann auf den Stengel beschränkt, der binsenförmig-cylindrisch bleiben oder sich abplatten, durch Flügelbildung sogar das Aussehen einer verticalen Lamina gewinnen kann. Wenn die Sonderung des Sprosses in Laubblätter und Achse erhalten bleibt, so ist die Abstufung der Blätter in Grösse und Textur, ob zart oder lederartig, endlich im anatomischen Bau eine grosse. Von den Blättern der *Albizzia lophanta* einerseits, der *Cercis Siliquastrum* andererseits haben wir alle Uebergänge zu Nadeln und kleinen *Calluna*-artigen Blattgebilden. Die ältere Morphologie glitt über solche Verschiedenheiten gerne hinweg, der neueren scheinen gerade sie ein besonderes Interesse zu verdienen. Dabei steht zur Frage, ob ein vom normalen Schema abweichendes Blattgebilde einem ganzen Laubblatt oder nur einem Theil desselben gleich zu setzen ist. Der Begriff des Phyllodiums tritt hier in seine Rechte. Besonders merkwürdig aber sind die Phyllocladien, assimilirende Zweige, die in der Begrenztheit ihres Wachsthums und in ihrer Gestalt Laubblätter nachahmen und vielfach nur durch ihre Stellung in den Achseln von Schuppenblättern von Laubblättern zu unterscheiden sind.

Auch diesen wechselvollen Gestalten gegenüber wird man fragen: welches ist die Grundform, welche Form ist phylogenetisch abge-

leitet; und ich glaube, dass man hier einige Aussicht hat, das Richtige zu treffen. Es scheint mir kaum zweifelhaft, dass das plattenförmige, horizontale Laubblatt von zarter Textur und bifacialem Bau der Gewebe das ursprüngliche war, während lederartige, isolaterale, binsenförmige, vertical-plattenförmige Blätter daraus entstanden sind. Das gilt in womöglich noch höherem Maasse von den Phyllocladien, die gewiss keine ursprünglichen Bildungen sind; auch die umgekehrt bifacialen Blätter von *Pultenaea, Dillwynia, Coelidium* sind zweifellos abgeleitete Formen, mögen sie direct aus normal bifacialen oder aus isolateralen und somit indirect aus jenem Grundtypus entstanden sein. Wo immer in der Ausprägung der Assimilationsorgane uns xerophile Anpassungen begegnen, werden wir die betreffenden Formen von anderen, nicht xeromorphen phylogenetisch abzuleiten geneigt sein, und wenn nicht in allen, so doch in den meisten Fällen recht haben; obgleich ein principieller Grund nicht dagegen geltend zu machen ist, dass eine Pflanze mit zarten, breiten, bifacialen Blättern sich nicht auch einmal aus einer xeromorphen Art entwickelt haben könnte.

Bei der grossen Zahl und Verschiedenheit der abgeleiteten Formen der Assimilationsorgane ist die Wiederkehr bestimmter Gestalten bemerkenswerth; diese geht weit über den Rahmen der Leguminosen hinaus, doch kann darauf nicht eingegangen werden. Mir war es wichtig, hervorzuheben, wie die Assimilationsorgane dem Licht stets ein beträchtliches Areal grüner Gewebeschichten zukehren, wie sie in sehr verschiedenen Formen diese Aufgabe lösen, wie aber immer die gleichen Grundtypen der Gestalt trotz aller Abweichungen sich wiederholen. Dabei haben sich unter den Leguminosen keine anderen Xeromorphieen ergeben, als auch in anderen Familien der Blüthenpflanzen gefunden werden, weder hinsichtlich der äusseren Form noch hinsichtlich der anatomischen Structur. Es giebt für den Pflanzenkörper offenbar nur eine beschränkte Zahl von Gleichgewichtslagen, gegen welche er in der phylogenetischen Entwickelung gravitirte. Warum aber unter gleichen äusseren Vegetationsbedingungen bald horizontale, bald verticale Plattenformen, bald Binsenformen gebildet wurden, bald grosse, bald kleine Blätter, bald Phyllocladien; das entzieht sich unserem Wissen und unserer Vorstellung. —

Assimilationsorgane können einander sehr ähnlich sein, und doch sind sie im einen Fall Zweige des Stengels, wie bei *Jacksonia Sternbergiana* und *hakeoides*, im anderen Fall Blätter, wie bei *Daviesia*

hakeoides. Ebenso gleichen die flachen Kurztriebe von *Jacksonia floribunda*, *carduacea* etc. plattenförmigen Blättern. Bei den stielrunden und vertical-plattenförmigen Blättern der Daviesien entsteht die Frage, ob man sie als Phyllodien bezeichnen soll. Ich bin geneigt, die Frage zu bejahen, obgleich die horizontal stehenden Plattenblätter anderer Arten dieser Gattung, wie *D. cordata*, *corymbosa*, *rhombifolia* keinen Blattstiel besitzen. Allein wenn man die in Fig. 97 wiederholte Abbildung beblätterter Zweige von *Daviesia recurvifolia*, *quadrilatera* und *trigonophylla* betrachtet, so ist eine grosse Aehnlichkeit mit den Phyllodien von *Acacia* unverkennbar. Man braucht den Begriff des Phyllodiums nur dahin zu erweitern, dass dasselbe nicht bloss einem abgerundeten oder vertical verbreiterten Blattstiel entspricht, sondern auch der Mittelrippe eines Blattes gleichwerthig sein kann. An solcher Rippe denke man sich die horizontale Spreite ersetzt durch eine verticale; oder die Rippe selbst hat sich in ein stielrundes Assimilationsorgan umgebildet. Ist doch auch bei gestielten Blättern die Mittelrippe die Fortsetzung des Blattstiels, mit dem sie anatomisch meistens übereinstimmt; die Spreite besteht in einem flügelartigen Anhange des oberen Stückes des Blattstiels. Unter diesem Gesichtspunkt scheinen mir nicht nur die Binsenblätter von *Viminaria*, sondern auch diejenigen von *Daviesia hakeoides*, *quadrilatera* u. s. w. Phyllodien zu sein. —



Fig. 97. *1* Spross von *Daviesia recurvifolia*; *2* desgl. von *D. quadrilatera*; *3* desgl. von *D. trigonophylla*.

Die Arten der Gattung *Jacksonia* zeigen insofern ein übereinstimmendes Verhalten, als bei aller Mannigfaltigkeit die Blätter sämmtlicher Arten zu unscheinbaren Schüppchen reducirt sind. Die Assimilation wird nur vom Stengel besorgt, der bald binsenförmig, bald platt ist; bald als Langtrieb auftritt, bald als Kurztrieb von

blattartig begrenztem Wachsthum. Die Ausbildung dieser letzteren ist besonders merkwüdig. Wenn wir annehmen, dass die Jacksonien abstammen von einem Phylembryon, der horizontale, breite Blätter besass, indem diese Blätter zu Schuppen reducirt wurden, während die Function auf die Internodien überging, so zeigen die Phyllocladien von *J. floribunda* eine Rückkehr zu der ursprünglichen Blattform, obgleich sie Stengelzweige sind. Es müssen diese breiten Phyllocladien der Pflanze wohl besonderen Nutzen gewährt haben; sie bildeten sich aus, während den zu Schuppen gewordenen Blättern anscheinend die Möglichkeit abging, eine Rückverwandlung in normale Laubblätter zu erfahren[1]).

Neben diesen Phyllocladien und den assimilirenden Binsenstengeln verdienen auch die durchgehends abgeplatteten Stengel unsere Aufmerksamkeit. Es sind zwei Typen derselben zu unterscheiden. Im ersten Falle ist der ganze Stengel flach gedrückt, wie bei *Templetonia sulcata*, *Bossiaea heterophylla*, *Carmichaelia australis*, *Notospartium*, *Neobaronia*. Im zweiten Falle ist der ursprünglich stielrunde Stengel als eine Art von Mittelrippe erhalten geblieben und trägt zwei einander gegenüberstehende Flügel, so bei *Brachysema oxylobioides*, *Jacksonia alata* und *pteroclada*, *Sphaerolobium alatum*, *Daviesia alata*, *Bossiaea scolopendrina* und *phylloclada*, *Crotalaria sagittalis*, *Genista sagittalis*, *Cytisus tridentatus*, *Acacia alata* und *diptera*; auch die geflügelten Stengel von *Lathyrus* gehören hierher. Beide Typen flacher Stengel können entweder ganz blattlos sein, oder vorübergehend oder dauernd mit Blättern besetzt sein.

Ein paar Bemerkungen über die geflügelten Stengel mögen noch gestattet sein.

Die Flügel des Stengels dienen wie die Blattspreiten der Assimilation. Es bestehen aber auch morphologische Beziehungen zwischen den Stengelflügeln und den Blättern; man hat erstere geradezu als am Stengel herablaufende Blattspreiten bezeichnet, und Uebergangsformen, wie *Acacia glaucoptera*, *stenoptera*, *Daviesia pectinata* und *trigonophylla* rechtfertigen solche Bezeichnung. Dementsprechend kann man auch die Lamina eines normalen Blattes als Flügelbildung am Blattstiel oder an der Mittelrippe ansehen, oder wenn, wie bei *Acer*, mehrere Hauptrippen vorhanden sind, als flügelförmige Verbindungen zwischen diesen. Auch die Nebenblätter, die von der Morphologie als Anhängsel der Blätter aufgefasst werden,

1) Die Jacksonien bilden ein interessantes Analogon zu den Asparagoideen (*Ruscus*, *Asparagus*), mit deren Studium ich gegenwärtig beschäftigt bin.

und die ihrer Hauptfunction nach als Schutzmittel des Vegetationspunktes und der ganz jungen Blätter in Betracht kommen, können sich flügelartig erweitern, chlorophyllreich werden und sich nicht unerheblich an der Assimilation betheiligen. Daher giebt es auch Fälle, in denen die Stengelflügel als herablaufende Nebenblätter erscheinen, wofür *Crotalaria sagittalis* als Beispiel genannt sei.

Mögen die Flügelleisten des Stengels aber als herablaufende Lamina oder als herablaufende Nebenblätter anzusehen sein, jedenfalls ist die Stellung der Flügel zu den Blättern eine andere, je nachdem die Spreite horizontal oder vertical steht; bei gestielten und bei binsenförmigen Blättern kommen Stengelflügel nicht vor. Stehen die Blattspreiten horizontal, wie bei *Crotalaria sagittalis, Genista sagittalis, Lathyrus,* so entsprechen die beiden Flügelleisten eines Internodiums je einem darüberstehenden Blatte, dessen Medianebene zu der Ebene der Flügel senkrecht steht. Ist die Spreite dagegen vertical orientirt, wie bei *Acacia alata*, dann entspricht je eine Flügelleiste einem Blatte, dessen Mediane mit der Ebene des Flügels zusammenfällt. Die Stengelflügel finden sich aber auch an Sprossen, deren Blätter ganz rudimentär geworden sind und nur von der vergleichenden Morphologie noch zu den Blättern gerechnet werden, wie bei *Brachysema oxylobioides*, *Jacksonia pteroclada*, *Daviesia alata*, *Bossiaea phylloclada*, *Cytisus tridentatus*. Hat bei diesen Pflanzen das Blattrudiment den höchsten Grad der Verkümmerung erreicht, so steht es über einem der Flügel, als wäre seine Spreite vertical; so bei den vier erstgenannten Arten. Bei *Cytisus tridentatus* hingegen ist das Laubblatt zwar auch rudimentäres Organ, indessen besteht es doch noch aus drei etwas grösseren, deutlich getrennten Zähnchen, und daher steht die Mediane desselben zwischen den beiden Flügeln. Mir schien dies Verhalten nicht uninteressant für die Berücksichtigung des Zustandekommens morphologischer Verschiedenheiten. —

Unter den Tausenden von Leguminosen haben die australischen Arten unser Interesse in besonderem Grade zu erregen vermocht; ihnen wurde der breiteste Raum in unserer Untersuchung zugewiesen. Gerade das Auftreten der Phyllodien und Phyllocladien neben gewöhnlichen Laubblättern in den Kreisen der australischen Podalyrieen und Genisteen, bei *Cassia* und bei *Acacia* zeigt, dass ein Organ — das Assimilationsorgan — auch unter gleichförmigen Existenzbedingungen in enormer Vielgestaltigkeit sich auszubilden vermag. Die Gültigkeit des Satzes, ein Organ sei um so mannig-

faltiger, je variabler seine Wachsthumsbedingungen, wird dadurch sehr eingeschränkt. Die Vielgestaltigkeit der Phyllodien von *Acacia* ist so gross, dass wenig Formen ungetheilter Blätter übrig bleiben, die sie nicht annehmen[1]). Ein Vergleich mit den Podalyrieen und Genisteen lehrt, dass ähnliche morphologische Umbildungen sich mehrfach und phylogenetisch ganz unabhängig von einander wiederholt haben. Das ist allerdings nur der Specialfall einer Erscheinung von allgemeiner Gültigkeit; allein diese Erscheinung tritt selten so schlagend hervor, wie bei den Phyllodien und Phyllocladien der Leguminosen. Für die Beantwortung der Frage nach der Entstehung der Arten ist es ein erschwerender Umstand, dass 300 verschiedene phyllodine Acacien unter der Wirkung eines und desselben eigenartigen Klimas entstanden sind. Und mit den Podalyrieen ist es nicht anders. Warum besitzen die zahlreichen Arten des australischen Genus *Pultenaea* nur normale Blätter von verschiedener Gestalt? Warum trägt von den Arten von *Daviesia* ein Theil eben solche Blätter, ein anderer Theil Phyllodien, ein dritter Theil Phyllocladien? Warum sind bei *Jacksonia* alle Laubblätter geschwunden und die Arten assimiliren nur mit dem Stengel und seinen Verzweigungen? Und doch müssen wir aus der anatomischen Structur der echten Blätter von *Pultenaea* und *Daviesia* schliessen, dass auch sie durch Entwickelung von Schutzmitteln gegen das Austrocknen dem australischen Klima angepasst sind. Unter den Arten von *Acacia* verhalten sich die Blätter der *A. pulchella* wie die von *Pultenaea* u. s. w., während diejenigen der gleichfalls australischen *A. dealbata* gar keine Anpassung an das Klima erkennen lassen. Dass in dieser Species ein Typus vorliegt, der älter ist, als die phyllodinen Arten, ist wahrscheinlich; aber warum vermochte er ohne das Hilfsmittel jener Anpassungen sich zu erhalten? Auf der anderen Seite ist auch schwer begreiflich, warum die westeuropäische *Genista sagittalis* die Flügelstengel ausgebildet hat, da sie doch an Standorten wächst, wo andere Pflanzen mit horizontalen Blattflächen vorzüglich gedeihen. —

Gewiss tritt das Gesetz der Mannigfaltigkeit auch schon in den bipinnaten Arten von *Acacia* hervor, ja, nach Lubbock[2]) sind sogar die Kotyledonen der einzelnen Arten bereits verschieden gestaltet. Allein die bipinnaten Acacien erscheinen monoton im Vergleich zu den Phyllodinen. Doch bei aller Vielgestaltigkeit

1) Und doch wachsen diese Arten im australischen Shrub bunt durcheinander!

2) l. c., I, p. 399.

konnten auch die Phyllodinen, bei deren Phylembryonen das morphologische Gleichgewicht in besonders hohem Grade gelockert gewesen sein muss, nicht in das Unbegrenzte variiren. Auch sie haben es zu einer zwar grossen, doch begrenzten Anzahl fester, typischer Gestalten gebracht. Die einzelnen Arten wurden stabil, nachdem sie ein Optimum der Anpassung erreicht hatten. Ebenso wenig, wie man die Abänderungen der Kulturrassen über eine gewisse Grenze hinaus treiben kann, giebt es eine schrankenlose Variation der wilden Pflanzen. Die Speciesmerkmale schwingen innerhalb einer Dehnbarkeitsgrenze hin und her, ohne dieselbe zu überschreiten. Ein Durchbrechen dieser Grenze wird nur möglich, wenn durch besondere Ursachen das morphologische Gleichgewicht eine Erschütterung erfährt, durch die es labil wird; in solchem Falle vermag eine Art zum Phylembryon anderer Arten zu werden. In historischer Zeit, d. h. soweit die wissenschaftliche Beobachtung zurückreicht, hat man aber kein unanfechtbares Beispiel für solches Labilwerden einer scharf abgrenzbaren Pflanzenart gefunden.

Für das Verstehen der Phylogenese der neuholländischen Acacien und anderer Leguminosen reichen die vorhandenen Thatsachen nicht aus. Einige Daten mögen vielleicht noch festzustellen sein; so wissen wir z. B. nichts darüber, ob Hybridation bei den Acacien in ausgedehnterem Maasse vorkommt. Hybridation ist aber eins der wirksamsten Mittel, das Gleichgewicht einer Art zu erschüttern, das beweisen die Pflanzenzüchter immer von neuem. Aber selbst wenn der Hybridation ein erheblicher Antheil bei der Schaffung der phyllodinen Acacien zufallen sollte, so wird sie doch sicher nicht ausreichen, die Mannigfaltigkeit der Formen zu erklären In der Hauptsache wird auch dann ihre Entstehung uns räthselhaft bleiben. —

Es gab eine Zeit, in der man es sich mit der Phylogenie leicht machte und kritiklos Stammbäume construirte, auch wenn ausser den Regungen der Phantasie keine Motive dafür vorlagen. Diese Zeit ist glücklicher Weise vorüber, derartige Bestrebungen finden keine Beachtung mehr. Denn es ist grundfalsch, zu meinen, dass ein Gelehrter alles erklären müsse, was ihm in den Wurf kommt. Es ist jedenfalls wissenschaftlicher, die Bedenken und Zweifel hervorzuheben, die sich einer Erklärung entgegenstellen, als mit einer vermeintlichen Erklärung nichtachtend über die Schwierigkeiten hinwegzugehen. Die Phylogenieen, an deren Bestehen wir nicht zweifeln, gehören zu den grossen Räthseln der organischen Natur; sie sind physiologisch für uns so wenig verständlich, wie die Onto-

genieen, wie die Mannigfaltigkeit, wie der Gegensatz des Lebendigen gegen die unbelebte Welt. Was insbesondere die Abstammung der Dikotylen anlangt, so werden alle unsere Vorstellungen darüber in der Luft schweben, solange wir keine Ahnung haben vom absoluten Alter der jüngeren Phasen unserer Erdrinde; solange wir nicht wissen, ob die Dauer des Tertiär nach Tausenden, nach Millionen oder nach Milliarden von Jahren als Einheit zu rechnen ist. Vielleicht werden Astronomie und Physik uns einmal dies Räthsel wenigstens in weiten Grenzwerthen lösen; das würde für abstammungsgeschichtliche Untersuchungen von grösster Bedeutung sein. Denn unserer unmittelbaren Beobachtung sind nur die kleinen Schritte der Variation zugänglich; um zu ermessen, welche Summen dieselben ergeben konnten, müssen wir eine angenäherte Vorstellung vom Alter der Erdphasen haben. —

Wie dem allem aber auch sein mag — betrachten wir die australischen Leguminosen neben den übrigen Dikotylen dieses Erdtheils aus der Vogelperspective, so dass die Einzelheiten der Speciesmerkmale schwinden und die grossen, typischen Züge der Organisation allein hervortreten, so ergiebt sich eine unverkennbare Abhängigkeit der Vegetation von der klimatischen Eigenthümlichkeit des Landes. Wie ein von gewaltiger Hand geführter Stempel hat das australische Klima seine Wirkung den Pflanzen aufgeprägt. Das tritt schon hervor in den vielen ericoiden Blättern, noch mehr gelangt es zum Ausdruck in der Bildung der Phyllodien und Phyllocladien. Nicht dass darum bei Pflanzen anderer Länder die Bildung von Phyllodien und Phyllocladien ausgeschlossen wäre, aber in solcher Menge, namentlich wenn man die Eucalypten wegen der Verticalstellung ihrer Blätter hinzuzählt, tritt die Phyllodienbildung in keinem Florengebiete auf. Wir können gar nicht umhin, sie der Wirkung einer äusseren Ursache zuzuschreiben; als solche aber kommen doch wohl nur die klimatischen Verhältnisse in Betracht.

In der Prägung der Assimilationsorgane der australischen Leguminosen hat die Natur uns ein physiologisches Experiment im Grossen vor Augen gestellt. Wie aber haben wir uns die Wirkung des Klimas in diesen erdgeschichtlichen Processen zu denken?

Verschiedene Umstände und Erwägungen machen es mir wahrscheinlich, dass diese Wirkung keine directe, sondern eine auslösende gewesen ist.

Hätten wir die Wirkung anders zu deuten, etwa als eine Art von unmittelbarer Arbeitsleistung der klimatischen Factoren an der

Pflanzengestalt, so würde die Mannigfaltigkeit z. B. der phyllodinen Acacien noch unbegreiflicher, als sie es wirklich ist. Ich glaube, dass sie unserem Verständnisse näher rückt, sobald wir im klimatischen Einfluss eine Auslösung der im Innern der Pflanze schlummernden Wachsthumsimpulse erblicken. Das diese inneren Impulse der Pflanzen in den divergentesten Richtungen auseinander streben, wird durch die thatsächlich zu beobachtenden Variationen bewiesen. Diese Impulse zu wecken und in bestimmter Richtung zu verstärken wird durch die äusseren Kräfte zu Wege gebracht. Ich halte aber ihren Eingriff darum in erster Linie nur für einen auslösenden, weil sonst anzunehmen wäre, dass alle Acacien Phyllodien gebildet hätten, und dass die Phyllodien der phyllodinen Species gleichgestaltet wären, beziehungsweise dass nur eine einzige phyllodine Species gebildet worden wäre. Doch mit den äusseren Gestaltungsursachen concurriren die inneren, welche vibrirend nach neuen Gleichgewichtslagen drängen. Wie mit einem besonderen Sinn haben die Arten von *Pultenaea*, von *Brachysema*, von *Daviesia*, von *Acacia* auf das australische Klima reagirt und diese Reaction in ihren Gestalten zum Ausdruck gebracht. —

Die Pflanzen sind reizbar für das Klima wie für die Schwerkraft. Der Unterschied ihrer Reaction gegen beide Einwirkungen besteht hauptsächlich darin, dass sie im ersten Falle langsam und säcular erfolgt und sich über Generationen vertheilt, während die Schwerkraft augenblicklich eine sichtbare Wirkung hervorruft. Und wie bei der Reaction auf die Schwerkraft die Bewegung des Organs in einer stabilen Gleichgewichtslage endigt, so erreicht auch die vom Klima beeinflusste Pflanze schliesslich eine stabile Gestalt, welche ich das Optimum der Anpassung genannt habe. Dass das durch die constant gewordenen Species erreichte stabile morphologische Gleichgewicht immer nur ein bedingtes ist, wurde genügend hervorgehoben. Neue klimatische Verhältnisse können es aufheben; es ist sogar nicht ausgeschlossen, dass selbst durch die Variation innere Wachsthumsimpulse ausgelöst werden, die einer fortschreitenden Veränderung zustreben, ähnlich wie durch Reaction auf äussere Reize. Vielleicht befinden sich manche der von den Systematikern als veränderliche Arten angesehenen Formen in solchem Zustande. —

Zwischen der Action der äusseren Einflüsse und der inneren Reaction sind sicher Zwischenmechanismen eingeschaltet, die wir für die Wirkung des Klimas ebenso wenig kennen, wie für die der Schwerkraft. Wir erkennen bei den Pflanzen wohl die äusseren

Bedingungen des Wachsthums, doch immer nur einen Theil der mechanischen Kette, die sie mit der Thätigkeit der Zellen und der Selbstbildung der Vegetationspunkte verknüpft. Ich kann mich nicht dazu verstehen, in der Pflanzengestalt die unmittelbare Wirkung äusserer Kräfte, wie Druck und Zug, Feuchtigkeit, Licht, Schwerkraft u. s. w. zu sehen. Solche Auffassung kommt mir vor, als ob jemand behaupten wollte, ein Brief wäre das Ergebniss von Druck und Zug, von Licht und Schwerkraft, von Feuchtigkeit und chemischer Beschaffenheit der Tinte; während das doch nur die unzweifelhaft wirksamen Bedingungen und unerlässlichen mechanischen Mittel sind, die von den unsichtbaren Mächten der Intelligenz und des Willens geleitet und verwerthet werden. So umschliessen auch die Vegetationspunkte der Pflanzen unsichtbare Triebfedern, die von den äusseren Kräften beeinflusst werden und dann abweichende Gestalten hervorbringen können. —

Beim Fortschritt der physiologischen Forschung treffen wir auf immer zahlreichere Probleme, deren Lösbarkeit uns zweifelhaft erscheint. Wir werden uns daher bescheiden müssen und es schon als einen Gewinn ansehen, wenn es gelingt, die zur Zeit oder für immer als unlösbar erkannten Probleme als solche festzustellen und von den lösbaren zu sondern. Es ist eine unberechtigte Anmassung, zu meinen, dass die Natur in allen ihren Tiefen unserem beschränkten Erkenntnissvermögen angepasst sei. Darum ist es richtiger, zu verzichten, als mit den Mitteln der Phantasie Bogen in's Blaue hinein bauen zu wollen. Haben wir doch auch die Freude und Genugthuung, dass die Natur uns eine reiche Fülle des Erkennbaren darbietet.

Ich schliesse diese Betrachtungen mit folgenden Worten des grossen Entdeckers der Spectralanalyse[1]):

„Ich stelle es als die Aufgabe der Mechanik hin, die in der Natur vor sich gehenden Bewegungen zu beschreiben, und zwar vollständig und auf die einfachste Weise zu beschreiben. Ich will damit sagen, dass es sich nur darum handeln soll, anzugeben, welches die Erscheinungen sind, die stattfinden, nicht aber darum, ihre Ursachen zu ermitteln."

Man sollte meinen, dass in diesem Ausspruche des Physikers ein Trost für den Biologen liegt, wenn seine Wünsche nach Causalerklärung sich nicht erfüllen. Denn das Object der Biologie ist doch ein viel complicirteres, als das der Mechanik.

1) Kirchhoff, Vorrede zu den Vorlesungen über mathematische Physik.

Vergleichende Studien über die Stärke der Transpiration in den Tropen und im mitteleuropäischen Klima.

Von

E. Giltay in Wageningen.

Einleitung.

Bekanntlich wurden von Herrn Prof. Dr. G. Haberlandt in Graz ausführliche Studien über Transpiration in den Tropen angestellt, worüber er in seinen „Anatomisch-physiologischen Untersuchungen über das tropische Laubblatt“ [1]) näher berichtet. Nach einer Einleitung über klimatologische Factoren, welche die Transspiration beeinflussen können — ich komme später hierauf zurück — beschreibt er seine Versuchsanordnung. Er stellte seine Experimente an unter einem „allseits offenen Zelte, dessen mattes Glasdach mit Schlinggewächsen bekleidet war“. Seine transpirirenden Zweige waren „vor directer Insolation wie vor Benetzung durch Regen vollkommen geschützt“. Gegen eine solche Versuchsanordnung muss ich Bedenken erheben, denn ich glaube nicht, dass es auf diese Weise möglich ist die Transpiration in Java und in Graz zu vergleichen. Setzen wir nämlich voraus, die Versuche in Graz, womit er seine auf Java erhaltenen Resultate vergleicht, wären wirklich genau nach derselben Methode ausgeführt, also gleichfalls gegen directe Insolation und Regen geschützt, dann ist hierdurch die für die Transpiration günstige freie Einwirkung der Sonne und gleichfalls die hemmende des Regens und des Thaues eliminirt, und es fragt sich, in wie weit mögliche Verschiedenheit in der Stärke dieser Factoren an beiden Orten die Transpiration geändert hätte. Wären die Methoden an beiden Orten ungleich gewesen, dann wären selbstverständlich die Versuchsresultate auch nicht vergleichbar.

1) Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das tropische Laubblatt. Sitzungsber. d. Akad. in Wien, math.-naturw. Klasse. Wien 1892.

Besonders scheint es mir aber wenig empfehlenswerth zu sein, zu derartigen Versuchen abgeschnittene Zweige zu verwenden. Ein abgeschnittener Zweig ist ja im Allgemeinen ein absterbender Zweig, oder er kann es in jedem Augenblick, der sich äusserlich nicht sofort verräth, werden. Ohne zahlreiche specielle Untersuchungen halte ich es für unmöglich, hier und in den Tropen abgeschnittene Zweige zu bekommen, deren Transpirationsstärke vergleichbar wäre, wo der Verdampfungs-Process also, verglichen mit der Verdampfung intacter Pflanzen, fast immer nahezu in derselben Weise geändert wäre. Und dies ist natürlich um so weniger möglich, wenn in Europa und auf Java mit verschiedenen Pflanzen experimentirt wird.

Die wirkliche Transpiration der Tropenflora bei einem Aufenthalt von einigen Monaten bestimmen und mit der Verdampfung in unserem Gebiet vergleichen zu wollen, scheint mir ausserdem ein etwas bedenkliches Unternehmen. Die Wasserabgabe der Pflanzen hängt ja von so vielen Factoren ab [1]), dass, angenommen dieselbe sei für unsere Flora (also nicht für einzelne Pflanzen die unter mehr wenigen künstlichen Bedingungen kultivirt sind) genügend bekannt — was ich übrigens bezweifle —, es mir als ein etwas hoffnungsloses Beginnen erscheint, in so kurzer Zeit einen Durchschnittswerth in Bezug auf alle wichtigen Factoren zu gewinnen.

Etwas anders jedoch gestaltet sich die Sache, wenn es nur gilt, dasjenige, was ich hier „potenzielle" Transpiration nennen möchte, zu bestimmen, d. h. wenn es nur gilt, das Maass zu finden, bis zu welchem dasselbe Gewächs in beiden Ländern Wasser verliert durch den besonderen Zustand der Atmosphäre, wenn während der Versuchszeit die Erde in nahezu demselben für die Transpiration günstigen Zustand erhalten wird. Natürlich ist diese Bestimmung nur möglich, wenn es ein Gewächs giebt, das an beiden Orten sehr gut gedeiht, was übrigens für Java und Holland der Fall ist. Man hat zwar die Bemerkung gemacht, dass es noch möglich wäre, dass das Gewächs sich in Buitenzorg und Wageningen in verschiedener Weise entwickelt, so dass die Pflanze nur anscheinend dieselbe sei. Möglich ist dies allerdings, aber weil ich eine Pflanze wählen konnte, die auf Java und in Holland üppig gedeiht, glaube ich wenigstens diese Gefahr möglichst eingeschränkt zu haben. Natürlich hängt dann weiterhin die Transpiration von mehreren Factoren ab, wie Temperatur, relative Feuchtigkeit, Beleuchtungsstärke, so dass im Voraus

1) Vergl. auch v. Höhnel in seinen Untersuchungen über die Transpirationsgrössen der forstlichen Holzgewächse, Wien 1879, p. 28.

über das Maass der Verschiedenheit der Verdampfung hier und in den Tropen nicht so viel zu sagen wäre.

Solche Versuche wurden von mir angestellt während meines Aufenthaltes auf Java vom September 1895 bis Januar 1896 besonders zur näheren Prüfung der Behauptung Haberlandt's, dass in dem feuchtwarmen Tropenklima die Transpiration bedeutend geringer sein müsse als in unserem mitteleuropäischen Sommer[1]). Die zum Vergleich nothwendigen Versuche in Europa wurden später in Wageningen in Holland angestellt. Bevor ich jedoch daran gehe, die Methode nebst den damit erhaltenen Resultaten zu beschreiben, soll erst noch von dem javanischen Klima die Rede sein, denn auch hier bin ich leider mit Herrn Haberlandt's Vorstellungen nicht ganz einverstanden.

Einige Bemerkungen über das Klima Javas.

Ein vornehmer Factor, welcher auf die Verdampfung Einfluss ausübt, ist gewiss die relative Feuchtigkeit. In Bezug auf dieselbe ist nicht zu verkennen, dass diese in den Tropen im Allgemeinen, besonders auf Java, hoch ist. Doch scheint mir in Bezug auf diesen Factor auch wohl einige Uebertreibung zu bestehen.

Herr Haberlandt sagt in seiner oben erwähnten Schrift mit Recht, dass seine Zahlen nur für Buitenzorg, und für die Zeit, als er sich daselbst befand, Gültigkeit haben. Doch scheint er selbst eine entschiedene Neigung zur Verallgemeinerung dieses Satzes zu haben, denn in seiner Tropenreise[2]) heisst es auf p. 115: „Die zahlreichen Transpirationsversuche, welche ich im Buitenzorger botanischen Garten mit den verschiedensten Pflanzen anstellte, haben nämlich zu dem Ergebniss geführt, dass die Transpiration der Gewächse in dem feuchtwarmen Klima Westjavas mindestens um das Zwei- bis Dreifache geringer ist als bei Pflanzen, die in unserem mitteleuropäischen Klima gedeihen."

Zunächst werde ich zeigen, dass es in Westjava jedenfalls auch Orte giebt, an denen die Feuchtigkeit ganz andere Werthe erhält, als Herr Haberlandt sie in Buitenzorg gefunden hat.

Herr Haberlandt hat in Buitenzorg in den Monaten December und Januar mit einem Richard'schen Hygrometer Versuche angestellt und gefunden, dass schon zwischen 3 und 4 Uhr wieder die

1) Haberlandt, l. c., p. 9.

2) Leipzig, Engelmann, 1893.

relative Feuchtigkeit von 90—95 % erreicht war. Von geringen Schwankungen abgesehen, die selten mehr als 5 % betragen, erhält sich die Kurve bei typischem Verlauf vom Abend an bis ca. 7 Uhr früh in der Höhe von 93—97 %, um dann allmählich bis Mittag zu sinken und um diese Zeit, öfters um 1 Uhr, das Minimum, 70—80 %, zu erreichen.

Ich will annehmen, dass das Richard'sche Hygrometer zuverlässige Resultate gegeben hat; dass in Westjava jedoch auch ganz andere Feuchtigkeitszahlen vorkommen, entlehne ich den von Herrn Dr. J. P. v. d. Stok publicirten „Observations made at the magnetical and meteorological observatory at Batavia", und zwar aus den ganz willkürlich herausgegriffenen letzten zehn Jahresberichten.

Aus den dort gegebenen Stundenbeobachtungen geht hervor:

1. dass im Januar 90 % erst wieder erreicht war statt um 3—4 Uhr, im Mittel an den folgenden Stunden:

1885:	9 Uhr Abends,	1890:	3 Uhr Nachts,
1886:	10 „ „	1891:	11 „ Abends,
1887:	9 „ „	1892:	9 „ „
1888:	9 „ „	1893:	9 „ „
1889:	10 „ „	1894:	8 „ „

2. für December sind dieselben Zahlen:

1885:	10 Uhr Abends,	1890:	11 Uhr Abends,
1886:	10 „ „	1891:	11 „ „
1887:	10 „ „	1892:	12 „ „
1888:	11 „ „	1893:	10 „ „
1889:	4 „ Nachts,	1894:	9 „ „

Ich brauche wohl nicht hervorzuheben, dass ein solcher Unterschied zwischen diesen und den Haberlandt'schen Zahlen viel Einfluss auf die Transpiration ausüben kann.

Um eine bessere Einsicht in die Feuchtigkeitsverhältnisse Batavias zu gewinnen, vergleichen wir zunächst die Jahresmittel für diesen Ort mit ähnlichen Zahlen für Europa.

Nach den oben schon erwähnten Jahrbüchern der meteorologischen Station zu Batavia war das Jahresmittel der relativen Feuchtigkeit in der Periode 1866—1890 im Mittel 83,0 %[1]).

Vergleichen wir damit die von Herrn Dr. Hugo Meyer in

1) Observations made at the magnetical and meteorological observatory at Batavia, Vol. XIII, 1890, p. 231.

Göttingen[1]) für mehrere Orte Mitteleuropas berechnete mittlere Feuchtigkeit, so ergiebt sich, wie aus unten stehender Tabelle hervorgeht, das wenigstens von mir nicht erwartete Resultat, dass der Unterschied der relativen Feuchtigkeit gering ist. Es mag sein, dass die Art der Aufnahme bisweilen einigen Einfluss auf die Grösse dieser Werthe ausgeübt hat — bekanntlich ist die relative Feuchtigkeit nicht der am leichtesten zu bestimmende meteorologische Factor —; dieselbe kann jedoch schwerlich so gross gewesen sein, dass unten stehendes Resultat sich dadurch voraussichtlich bedeutend ändern würde. Wegen so grosser Uebereinstimmung der Mittelwerthe braucht natürlich der Gang der relativen Feuchtigkeit noch nicht überein zu stimmen; ich glaube jedoch, dass die Uebereinstimmung viel grösser ist, als man öfters zu glauben scheint[2]).

Länge	Breite	Seehöhe	Ort	Mittlere rel. Feuchtigkeit für das Jahr
13° 23'	52° 30'	50	Berlin	74
6° 40'	53° 35'	4	Borkum	86
17° 2'	51° 7'	147	Breslau	75
9° 30'	51° 19'	204	Cassel	79
8° 39'	49° 52'	148	Darmstadt	75
7° 13'	53° 22'	8	Emden	83
14° 59'	51° 9'	217	Görlitz	76
9° 53'	51° 32'	150	Göttingen	80
11° 1'	50° 35'	630	Grossbreitenbach	85
11° 58'	51° 29'	111?	Halle a./S.	76

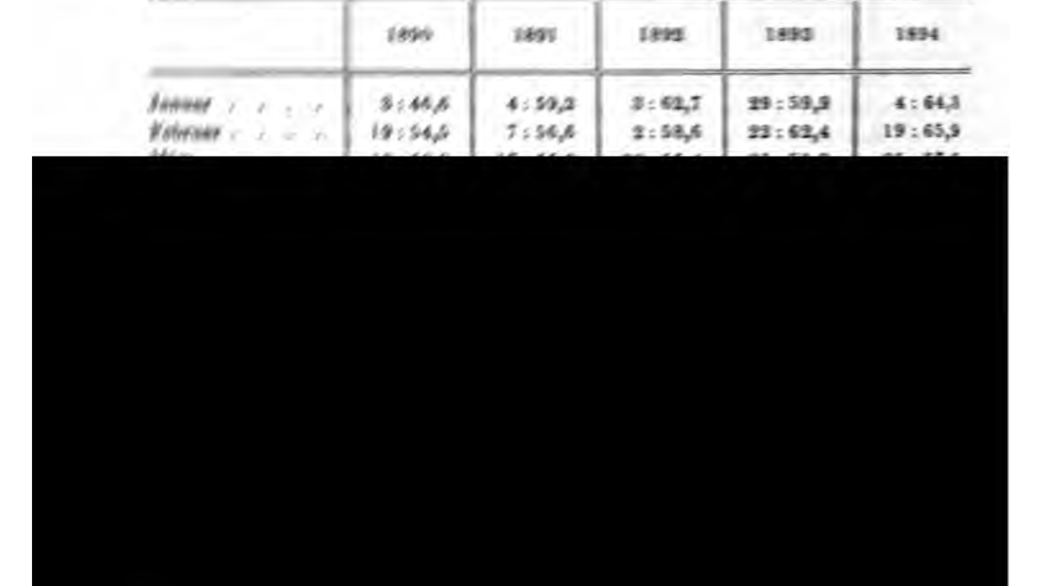
1) Ueber den jährlichen Gang der Luftfeuchtigkeit in Norddeutschland, von Dr. Hugo Meyer in Göttingen. Meteorolog. Zeitschr., Mai 1885, p. 153—162.

2) Man hat die Bemerkung gemacht, dass, wenn auch die Jahresmittel der Feuchtigkeit grosse Uebereinstimmung zeigen, dennoch in den eigentlichen Vegetationszeiten Europas und Indiens die Feuchtigkeit sehr verschieden sein könnte. Thatsächlich finde ich für den Mittelwerth der Wahrnehmungen an der meteorologischen Station zu Utrecht in Holland für die Monate October bis März in den Jahren 1884—1893 88 % und für die Monate April bis September 75,6 % (berechnet aus den Beobachtungen um 8, 2 und 10 Uhr). In Batavia hingegen war während des nassen Monsuns, also in der Hauptvegetationszeit, von November bis April in den Jahren 1890 bis 1894 die relative Feuchtigkeit 84,8 und von Mai bis October 80,1. Nun ist der Unterschied von 84,8 und 75,6 nicht unbedeutend. Man hat hierbei jedoch zu bedenken, dass die Feuchtigkeit von April bis September in Utrecht zum Theil gerade deshalb geringer ist als von November bis April in den Tropen, weil Nachts in den Tropen die Feuchtigkeit grösser ist. In der Nacht ist aber bekanntlich schon wegen der Dunkelheit die Transpiration ohnehin sehr gering. Der Unterschied zwischen der relativen Feuchtigkeit über Tag in Utrecht und in den T[illegible] wir es hier hauptsächlich nur zu thun, kann also [illegible]

[illegible table]

Um [illegible] zu sehen, wie viel ungefähr die relative Feuchtigkeit [illegible] herunterging, habe ich zunächst für fünf ganz willkürlich herausgenommene Jahre 1890—94 in den oben erwähnten [illegible] die niedrigsten Werte aufgesucht. Es waren dieselben

	1890	1891	1892	1893	1894
Januar	3 : 46,6	4 : 50,2	3 : 62,7	29 : 59,9	4 : 64,1
Februar	19 : 54,5	7 : 56,6	2 : 58,6	22 : 62,4	19 : 65,9



Mittelwerthe für die zur selben Stunde gemachten Beobachtungen (den Minimumwerth der „hourly means“) und dann wieviel Mal in dem betreffenden Monat niedrigere Werthe gefunden wurden. Der Minimum-Mittelwerth ist fast immer der für 12, 1 oder 2 Uhr.

	Niedrigster Mittelwerth	Niedrigere Werthe wurden wahrgenommen	Mittelwerth sämmtlicher Stundenbeobachtungen	Niedrigster Mittelwerth	Niedrigere Werthe wurden wahrgenommen	Mittelwerth sämmtlicher Stundenbeobachtungen
	1890			1891		
Januar	66,8	88	81,4	71,5	83	84,2
Februar	70,4	100	84,4	71,6	82	86,0
März	71,2	91	85,0	70,1	79	84,6
April	68,3	83	83,3	68,9	79	84,3
Mai	69,1	75	84,4	61,8	81	79,7
Juni	72,0	75	85,9	63,4	71	80,3
Juli	69,5	83	84,4	56,4	62	76,0
August	62,4	79	80,3	55,7	82	74,7
September	62,0	70	79,7	52,9	51	71,0
October	67,0	83	82,5	53,9	55	70,8
November	69,2	98	83,8	59,2	85	77,2
December	70,9	95	85,2	71,5	128	84,2

	Niedrigster Mittelwerth	Niedrigere Werthe wurden wahrgenommen	Mittelwerth sämmtlicher Stundenbeobachtungen	Niedrigster Mittelwerth	Niedrigere Werthe wurden wahrgenommen	Mittelwerth sämmtlicher Stundenbeobachtungen	Niedrigster Mittelwerth	Niedrigere Werthe wurden wahrgenommen	Mittelwerth sämmtlicher Stundenbeobachtungen
	1892			1893			1894		
Januar	76,0	108	87,4	75,7	103	87,5	78,4	100	88,7
Februar	71,3	86	85,0	75,5	69	88,2	76,3	73	89,0
März	74,0	92	86,0	70,4	95	84,4	74,7	114	86,8
April	72,3	81	86,6	69,3	66	84,9	70,4	83	85,1
Mai	66,7	78	82,6	67,4	63	84,2	67,0	88	82,9
Juni	66,0	84	82,0	70,0	82	86,0	62,4	89	80,3
Juli	66,0	74	82,2	66,2	99	82,8	59,3	60	78,2
August	63,8	72	80,9	64,5	88	81,8	54,8	62	74,3
September	62,4	61	80,1	60,7	63	78,6	61,6	75	78,5
October	62,2	83	79,7	63,4	78	80,5	60,4	94	78,6
November	68,4	104	82,8	70,4	99	83,8	65,0	102	79,8
December	67,9	92	83,3	75,1	97	86,5	74,1	113	86,0

Wir ersehen also, dass in den fünf untersuchten Jahren im Mittel nahezu drei Stunden täglich eine relative Feuchtigkeit beobachtet wurde, geringer als das Minimum der Mittelwerthe der

zur selben Stunde gemachten Beobachtungen, welcher Mittelwerth in derselben Tabelle angegeben ist. Weil diese Minima sämmtlich nicht sehr hoch, theilweise sogar ziemlich niedrig sind, ist im Mittel an einem nicht unbeträchtlichen Theil des Tages die relative Feuchtigkeit durchaus nicht hoch zu nennen.

Dass diese Jahre wenig von der Normale abweichen, ist wahrscheinlich durch die Mittelwerthe der Luftfeuchtigkeit, für das ganze Jahr berechnet, welche für 1890, 1891, 1892, 1893, 1894 resp. ist 83,3, 79,4, 83,2, 84,1, 82,4. Der Mittelwerth dieser Zahlen ist 82,5, was von dem Mittelwerth der relativen Feuchtigkeit von 25 Jahren 83,0 (siehe p. 619) nur wenig abweicht. —

Herr Haberlandt hat auch den Berggarten von Tjibodas besucht, welcher in 1465 m Höhe auf der Nordseite des Gedeh gelegen ist. Er bemerkt von dem da befindlichen relativ kühlen, ewig feuchten, nebelreichen Walde, dass, obgleich er keine Versuche anstellte, die Transpiration häufig Tage, ja selbst Wochen lang fast gänzlich sistirt sein muss. Hierzu möchte ich die Bemerkung machen, dass, wenn dies auch zutreffen mag für die Pflanzen, welche sich unter dem Blattdache befinden, es doch wohl ganz anders bestellt sein könnte mit den zahlreichen Bäumen, die ihre Kronen mehr oder weniger hoch in die Luft hinein ragen lassen. Bei diesen muss die Transpiration mehr mit derjenigen übereinstimmen, wie sie an freien Plätzen ausserhalb des Waldes stattfindet und wie sie in sofort zu beschreibenden Versuchen von mir bestimmt wurde.

Ich gehe jetzt dazu über die Zahlen mitzutheilen, die von mir in Bezug auf relative Feuchtigkeit gewonnen wurden.

Zunächst beziehen sie sich auch auf Buitenzorg, und sie wurden in den Monaten October und November erhalten. Das gebrauchte Instrument war ein vorzügliches Psychrometer von Assmann, welches der Director des meteorologischen Instituts zu Batavia, Herr Dr. J. P. v. d. Stok, so gut war mir zur Verfügung zu stellen.

Dieses Instrument giebt bekanntlich Werthe, die von etwaiger Luftbewegung unabhängig sind, weil ja der Luftstrom, der an den beiden Quecksilberreservoirs vorbei geht, vom Instrument selber erzeugt wird und daher immer gleich stark ist, und ausserdem kann mit ihm wegen der doppelten Beschirmung dieser Reservoirs die Lufttemperatur in voller Sonne bestimmt werden.

Die relativen Feuchtigkeitsprocente wurden den Tafeln von Jelinek[1]) entnommen.

Die Correction für die Seehöhe wurde wegen des geringen Betrages (Buitenzorg liegt noch nicht in 300 m Seehöhe) unterlassen.

Die gelegentlich angestellten Beobachtungen waren also die folgenden:

Datum	Stunde	Feuchtes Thermometer	Trockenes Thermometer	Relative Feuchtigkeitsprocente
18. October,	6,30 AM.:	22	23,4	88
	0,30 PM.:	23,6	28,6	64
	5,50 PM.:	22,8	23,4	95
19. October,	7 AM.:	22,2	24	85
	1 PM.:	24,4	31,4	54
	6 PM.:	24	26,8	78
20. October,	6,40 AM.:	22,6	24	88
	5,45 PM.:	22,2	23,8	86
21. October,	8,15 AM.:	23	25,2	82
	0,30 PM.:	23,8	30	57
22. October,	8,15 AM.:	23	26,4	73
	0,40 PM.:	24,6	28,8	69
	5,45 PM.:	21,9	23	91
23. October,	7,45 AM.:	22,6	24	88
24. October,	6,15 AM.:	20,4	22,2	84
	0,36 PM.:	23,4	29	60
	6 PM.:	22	24	83
25. October,	6,30 AM.:	21,6	23,7	82
26. October,	6,30 AM.:	21	23,2	81
	0,40 PM.:	23,2	30,2	53
	5,15 PM.:	21,8	26,4	65
28. October,	6,15 AM.:	20,6	23,5	76
	0,45 PM.:	23,2	30	54
	5,30 PM.:	21,2	24,2	76
29. October,	6,30 AM.:	20,1	22,6	78
	0,15 PM.:	22,8	29,8	53
30. October,	6,30 AM.:	20,8	23,1	80
	12 M. :	23,8	30,8	53
31. October,	6,30 AM.:	20,2	21,1	92
	0,40 PM.:	23,4	31	50
	5,45 PM.:	22,8	27	68

1) Psychrometertafeln für das 100theilige Thermometer, nach H. Willd's Tafeln bearbeitet von H. Jelinek, 4. Aufl., 1894.

Datum	Stunde	Feuchtes Thermometer	Trockenes Thermometer	Relative Feuchtigkeitsprocente
1. November,	6,45 AM.:	21,8	24	82
	0,10 PM.:	22,6	27,6	63
2. November,	6,30 AM.:	21,6	23,6	83
	0,30 PM.:	23,4	30,4	53
4. November,	7,30 AM.:	21,5	24,2	78
	0,30 PM.:	25	31,2	58
	5,15 PM.:	21,8	26,2	66
5. November,	6,25 AM.:	21	23,2	81
	0,30 PM.:	24,4	31,4	54
6. November,	6,30 AM.:	20,2	24,2	68
	0,40 PM.:	23,2	31,4	47
	6 PM.:	21,8	27,2	60
7. November,	0,30 PM.:	20,1	30,1	36
	5,45 PM.:	20	25,6	57
8. November,	6,30 AM.:	18,6	22,4	68
	0,30 PM.:	21	30	41
	5,45 PM.:	21,2	26,6	62
16. November,	0,15 PM.:	22,8	28,2	61
17. November,	1 PM.:	23,8	28,5	66
18. November,	1,5 PM.:	24	31	53
19. November,	0,33 PM.:	23	30,6	50
25. November,	10,15 AM.:	23,8	27,2	73
	0,30 PM.:	23,6	28	67
26. November,	10,5 AM.:	23,2	26,8	72
	0,47 PM.;	23,6	28,4	65
28. November,	0,45 PM.:	25	30	65

Diese Beobachtungen sind ganz geeignet, um zu zeigen, dass auch in Buitenzorg schon geringere Feuchtigkeit vorkommen kann, denn der Mittelwerth der 24 Beobachtungen um die Mittagszeit ist 56 %. Sehr wichtig ist hierbei zu bemerken, dass diese Zahl gilt für eine Periode, in der es häufig regnete. Denn obgleich es in Buitenzorg sehr trocken war, als ich dort ankam (3. September), änderte sich jedoch schon ziemlich bald die Sache. Für October habe ich Regengüsse notirt an den folgenden Daten: 3, 7, 8, 12, 13, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 28, 29, 30. Für November sind meine Notizen nicht vollkommen, weshalb ich sie nicht mittheile.

Am 1. December begab ich mich nach dem früher schon erwähnten, in beinahe 1500 m befindlichen Berggarten Tjibodas. Die Psychrometerbeobachtungen wurden, wenn nicht das Gegentheil bemerkt wird, auf dem freien Platz vor dem Laboratoriumsgebäude angestellt. Die Beobachtungen wurden für 1500 m Seehöhe corrigirt und dabei folgende Werthe erhalten:

Datum	Stunde	Nasses Thermometer	Trockenes Thermometer	Relative Feuchtigkeitsprocente
1. December,	4 PM.:	18,8	19,4	94
2. December,	6,30 AM.:	16,6	17	96
	0,30 PM.:	18,1	20,5	79
	5,20 PM.:	18,4	18,6	98
3. December,	6,30 AM.:	15,6	16	96
	0,15 PM.:	18,8	20,5	86
	5,25 PM.:	17,5	18	95
4. December,	6,50 AM.:	16,8	17	98
	0,35 PM.:	18,9	19,8	92
	5,20 PM.:	18,7	19,2	95
5. December,	6,40 AM.:	14,8	15,1	97
	0,30 PM.:	19,9	21,5	87
	5,17 PM.:	18,1	18,5	96
6. December,	7,47 AM.:	17,5	19,7	81
	0,45 PM.:	18,1	20,5	79
	5,15 PM.:	18,7	19,2	95
7. December,	6,40 AM.:	17	17,5	95
	0,43 PM.:	18,5	19,8	86
	4,20 PM.:	16,8	17	98
8. December,	7,20 AM.:	16,8	17,4	94
	0,23 PM.:	19,1	21,4	80
9. December,	7,40 AM.:	18,5	19,8	93
	0,45 PM.:	20	21	92
	5,25 PM.:	18	18,4	96
10. December,	6,36 AM.:	16,7	17	97
	0,55 PM.:	19	20,1	91
	5,50 PM.:	17,7	18,2	95
11. December,	6,50 AM.:	14,8	15,2	96
	0,45 PM.:	19,2	20,6	87
	6 PM.:	17,8	18	98
12. December,	6,40 AM.:	16,6	17	96
	0,45 PM.:	19,5	21,2	86

Die folgenden Beobachtungen wurden im Walde angestellt.

11. December, 10,30 AM.: 15,8 °, 16 ° 98 %.

Das Wetter war kurz vor der Beobachtung heiter; so wie ich die Ablesung anstellte, nahm die Bewölkung zu und es fing sofort an etwas zu regnen. Sehr bald jedoch hört dies wiederum auf.

12. December, 10,57 AM.: 16,5 à 6 °, 17 °, 95 %.

Es regnet schwach während der Wahrnehmung.

13. December, 11,45 AM.: 16,9 °, 17 °, 99 %.

Alles ist sehr nass, es regnet jedoch nicht. Die Sonne ist matt.

14. December, 0,15 PM.: 16,7 °, 16,8 °, 99 %;
15. December, 0,30 PM.: 17 °, 17,05 °, 100 %.

Bei schwachem Regen.

Wir sehen also wie hoch in Tjibodas die Feuchtigkeit gewöhnlich war. Besonders in dem Walde, unter dem Blattdach, wurde gegen den Mittag die Luft nahezu gesättigt gefunden. An dem freien Platze vor dem Laboratoriumsgebäude ist dieselbe jedoch schon geringer, wenn auch noch im Allgemeinen sehr hoch zu nehmen. Wie wir weiter unten sehen werden, kann die Stärke der Transpiration an beiden Orten sehr verschieden sein. —

Das Mitgetheilte enthält auch Daten über die Temperatur. Weil ich darüber aber nichts Neues mitzutheilen habe, halte ich mich nicht länger dabei auf. —

Wahrnehmungen über Transpiration.

a) In den Tropen.

Weil es also in erster Linie eine Vergleichung der Transspirationsstärke galt, welche die klimatischen Verhältnisse der Atmosphäre hier und in den Tropen ermöglichen, müssten nicht verschiedene Pflanzen an beiden Orten gebraucht werden, sondern am liebsten dieselben. Verschiedene Pflanzen können ja durch ihren Bau eine sehr verschiedene Transpiration haben, und dies kann das Herausfinden des Einflusses der Atmosphäre sehr erschweren.

Hauptsächlich wurde deshalb mit *Helianthus annuus* gearbeitet, weil diese Pflanze einige Eigenschaften hat, die sie zu diesen Ver-

suchen sehr geeignet macht, in erster Linie, dass sie sich hier und in Buitenzorg gut und schnell entwickelt. Die Pflanze wurde mir von Herrn Director Treub empfohlen als auch in den Tropen gut gedeihend.

An beiden Orten wurde dieselbe Varietät gebraucht. Ich hatte erst die Absicht, auch *Nicotiana rustica* zu verwenden. Der Samen dieser Pflanze hat jedoch die Reise so schlecht bestanden, dass nur wenige Körner keimten und fast keine Versuche mit derselben angestellt werden konnten.

Zu den Experimenten wurden Topfgewächse verwendet. Die Töpfe wurden in zinkene Umhüllungen gestellt und in denselben mit Korken befestigt. Der Rand dieser Reservoire ist flach und darauf passt ein Deckel, der aus zwei Theilen besteht, die mit den Rändern ineinander geschoben werden können. In der Mitte ist ein Loch, um den Stengel passiren zu lassen; nachher wird der übrig bleibende Raum mit einem durchbohrten Kork angefüllt und am Ende mit einem geeigneten Fett[1]) gedichtet. Dieselbe Mischung dient auch zum hermetischen Verschluss zwischen Topfrand und Deckel, sowie der beiden Hälften des letzteren. In dem Deckel bleiben nur zwei Oeffnungen, die beide mit Korken gut verschlossen werden. Die eine dient, um den Wasserverlust wieder anfüllen zu können, die andere ist für das Thermometer bestimmt, das in die Erde hinein geht. Wasserverlust kann bei solchen Apparaten nur durch die aus dem Deckel herausragende Theilen stattfinden; überdies habe ich mich durch Controlversuche mehrmals überzeugt, dass die Nähte wirklich vollständig schliessen. Vergiftungserscheinungen durch das Zink habe ich bei diesen Versuchen niemals constatiren können, was wohl daher rührt, erstens dass gewöhnlich nur einige Tage dieselbe Pflanze von dem zinkenen Topf umhüllt blieb, zweitens dass die Berührung der Erde mit dem Zink keine innige war.

Der in einer gewissen Periode stattfindende Wasserverlust wurde umgerechnet pro Stunde und dM^2 Blattoberfläche. Weil jedoch am Blatt eine Ober- und eine Unterseite vorkommen, die nicht gleich zu transpiriren brauchen, ist darunter eigentlich $^1/_2\,dM^2$ der eigentlichen Oberfläche $+\,^1/_2\,dM^2$ der Unterfläche zu verstehen.

---

1) Ich verwendete die ausgezeichnete, von Herrn Prof. Stahl in seinen Studien über Transpiration und Assimilation (Botan. Zeitung 1894) empfohlene Mischung von Cacaobutter, Wachs und Vaseline.

Die Oberfläche wurde durch Nachzeichnen auf Carton und nachheriges Wägen bestimmt. Die Stengeloberfläche wurde hierbei vernachlässigt. Aus später mitzutheilenden Versuchen wird hervorgehen, dass die Stengelverdampfung nur einen geringen Einfluss auf die berechneten Resultate hätte haben können.

Ich habe mich bemüht, die Temperatur der Oberfläche der Erde des Topfes nicht viel höher kommen zu lassen, als die der Luft. Weil die freie Oberfläche des Bodens immer eine bedeutend höhere Temperatur aufwies, war ich gewiss, dass die Temperatur der die Wurzeln meiner Versuchspflanzen umgebenden Erde die Verdampfung, verglichen mit der Transpiration unter ganz natürlichen Verhältnissen, nicht sehr erhöht haben kann. Später werden wir obendrein sehen, dass der Einfluss der Bodentemperatur innerhalb weiter Grenzen nicht gross ist. Um Ueberhitzung der Topferde vorzubeugen, wurden die Töpfe, nicht jedoch die aus denselben hervorragenden Pflanzentheile, je nach der Stärke der Insolation beschützt. Zuweilen wurden seitlich ein Paar weisse Tücher gebraucht und oben auf dem Topf in einiger Entfernung von dem Deckel ein Stück Carton, bisweilen wurden seitlich Palmenblätter („Atap") verwendet, in einigen Fällen auch wurde die Oberseite des Topfes mittelst eines Schirmes beschattet, der aus einer dünnen Bleiröhre zurecht gebogen wurde, und deren verschiedene einander berührende Windungen aneinander gelöthet wurden. Liess ich durch diese Röhre Eiswasser strömen, dann konnte auch der Einfluss der stärksten Insolation leicht neutralisirt werden.

Bis da, wo das Gegentheil erwähnt wird, wurde der Topf frei auf dem Platz vor dem Laboratoriumsgebäude aufgestellt. Später kommen auch Versuche, wobei derselbe unter einem Glasdache stand, das jedoch nicht mit Pflanzen bekleidet war. Bei dergleichen Versuchen kommt natürlich der die Transpiration hemmende Einfluss des Regens und der des Thaues in Wegfall. Dies war nothwendig, um die Wägungen möglich zu machen. Der Einfluss des Lichtes bleibt jedoch fast ungeändert bestehen.

In erster Linie wurden Versuche angestellt, um Daten zu erhalten über die Transpirationsstärke zu verschiedenen Zeiten des Vormittags. Im Schatten des Topfes wurde ein kleines Haarhygrometer nach Lambrecht aufgehängt. Später wurden die Feuchtigkeitsbestimmungen hauptsächlich mit dem schon erwähnten Assmann'schen Instrumente ausgeführt.

Datum	Periode	Verdampfung während der Periode umgerechnet pro Stunde auf den dM² Blattoberfläche, Gr.:	Mittelwerth
10. September . .	7 1/2— 8 1/2	1,7	
	8 3/4— 9 3/4	3,3	
	9,50—10,50	4,0	
	11 —12	4,5	
	12 — 1	4,1	3,5
11. September . .	7 3/4— 8 3/4	1,5	
	8,50— 9,50	3,1	
	10 —11	4,2	
	11 —12	3,2	
	12 1/2—12 3/4	5,0	
	12,50— 1,13	4,2	3,3
12. September . .	7 — 8	1,2	
	8 — 9,30	2,1	
	9,30—11	2,5	
	11 —12,30	3,4	2,3
14. September . .	7 — 8	1,1	
	8 — 8 3/4	1,7	
	8,50— 9,50	1,7	
	9,50—10,50	2,7	
	11 —12	2,0	
	12 —12,30	3,0	2,0
17. September . .	10,30—11,30	3,1	
	11,30—12,15	3,2	3,1
19. September . .	9,40—10,10	3,0	
	10,12—10,42	3,6	
	10,45—11,17	3,8	
	11,20—11,50	4,3	
	11,53—12,30	3,7	3,7
15. October . . .	9,10— 9,55	1,7	
	9,58—10,45	1,8	
	10,50—11,35	3,0	
	11,45—12,5	3,2	
	12,8 —12,28	2,25	
	12,35— 5,25	1,25	1,8

Versuche, bei welchen der Topf unter einem nicht mit Pflanzen bekleideten Glasdache stand. Die Zahlen hinter den Klammern bedeuten wie immer Gramme verdampften Wassers pro Stunde und pro $^1/_2$ dM² Unterfläche + $^1/_2$ dM² Oberfläche des Blattes.

15. October,	5,35 PM.:	0,17		
16. October,	7,35 AM.:		1,2	0,5
	5,25 PM.:			
	5,53 PM.:	0,16		
17. October,	8,35 AM.:		1,8	0,7
	4,20 PM.:			
	5,45 PM.:			
6. November,	5,45 PM.:			0,8
7. November,	5,25 PM.:			
7. November,	5,25 PM.:	0,2		
8. November,	7,40 AM.:		2,2	
	11,5 AM.:			0,8
	11,30 AM.:		1,9	
	5,17 PM.:			
17. November,	11,53 AM.:			0,6
18. November,	0,8 PM.:			
18. November,	0,17 PM.:			0,7
19. November,	0,15 PM.:			
19. November,	8,5 AM.:			0,5
20. November,	8,1 AM.:			
20. November,	8,8 AM.:			0,4
21. November,	8,8 AM.:			
25. November,	8,35 AM.:			0,5



	5,20 PM.:	0,04		
28. September,	6,45 AM.:		1,1	0,5
	5,5 PM.:			

Pterocarpus saxatilis.

1. October,	4,50 PM.:	0,02		
2. October,	6,30 AM.:			0,25
	5,35 PM.:	0,04	0,5	
3. October,	7,45 AM.:			0,28
	4,10 PM.:		0,7	
	4,40 PM.:	0,02		
4. October,	6,25 AM.:			0,25
	5,30 PM.:		0,5	

Cedrela serrulata.

10. October,	7,20 AM.:		1,4	
	4,27 PM.:			0,6
	4,55 PM.:	0,1		
11. October,	7,3 AM.:			
12. November,	4 PM.:			0,18

Es hatten sich also in dem letzten Falle, obgleich die Blätter noch ganz frisch aussahen, aus irgend einer Ursache die Stomata nicht geöffnet, so dass die Blätter nur sehr wenig Wasser verloren. Den nächsten Tag jedoch wurden die Blätter schlaff.

Ficus elastica.

24. October,	7,25 AM.:		0,75			
	0,38 PM.:			0,5	0,6	
	5 PM.:					
	5,8 PM.:	0,04				
25. October,	7,48 AM.:		0,65		0,5	0,2
	0,32 PM.:			0,35		
	5,27 PM.:	0,04				
26. October,	8 AM.:		0,7			
	0,42 PM.:			0,65	0,7	0,3
	5 PM.:					

Bei einer anderen Pflanze wurden noch Versuche mit einem jungen Blatt gemacht. Einige Tage hintereinander (1.—6. November)

betrug der Wasserverlust 20—30 g. Diese Zahl wurde nicht auf die Blattoberfläche umgerechnet. Von 6—7. November ist auch der Verlust wieder 30 g. Nun wurde die Oberfläche bestimmt und gefunden, dass die Verdampfung pro Stunde dM^2-Oberfläche 0,55 betragen hat, also mehr als an den früher gebrauchten, älteren Blättern.

Am 8. November wurden einige Versuche über Transpiration und Einfallsrichtung der Strahlen gemacht.

Stunde	Verdampfung pro Stunde dM^2	Stellung der Blätter
7,45—11	1,1	die gewöhnliche;
11 —11,45 . . .	2,5	senkrecht zu den einfallenden Strahlen;
12 —12,23 . . .	1,7	in der Richtung der Strahlen.

Darauf wurde vom 26. November, 0,38 PM. bis zum 28. November, 0,13 PM. wieder die Transpirationsstärke bestimmt und im Mittel pro Stunde dM^2 auf 0,33 g gefunden.

Versuche in Tjibodas.

Dieselben Pflanzen, welche in Buitenzorg zu den letzten Transpirationsversuchen mit *Helianthus annuus* und *Ficus elastica* dienten, wurden nach Tjibodas transportirt. Nachts standen dieselben unter der Veranda vor dem Laboratoriumsgebäude, am Tage, wenn es regnete, standen sie, wenn nicht das Gegentheil bemerkt wird, auf dem freien Platz in einiger Entfernung von diesem Gebäude auf [redacted]



	5,8 PM.:	0,012			
4. December,	6,35 AM.:		0,65		0,2
	0,25 PM.:			0,25	
	5,28 PM.:				
	6,10 PM.:	0,025			
5. December,	7,15 AM.:		1,58		0,5
	0,45 PM.:			0,7	
	5,34 PM.:				

5. December, 6,11 AM. bis 6. Decbr., 7,40 AM.: 0,035
6. December, 7,40 AM. bis 9,6 AM. . . . .: 1,5.

Hierauf wurde der Topf in den Wald gebracht:

6. December, 9,15 AM. bis 0,34 PM. . . . .: 0,21,

dann kam er an seinen gewöhnlichen Platz vor dem Laboratorium und wurde wieder um 4 Uhr unter die Veranda gestellt.

6. December, 0,34 PM. bis 5,17 PM. . . . .: 0,42,
7. December, 5,35 PM. bis 7,15 AM. . . . .: 0,02,
7. December, 7,15 AM. bis 8 AM. . . . .: 0,26.

Hierauf wurde der Topf wieder in den Wald gebracht:

7. December, 8,13 AM. bis 11,55 AM. . . .: 0,15.

Dann kam der Topf wegen eines leichten Regens unter die Veranda:

7. December, 0,34 PM. bis 5,4 PM. . . . .: 0,11,
7. December, 5,35 PM. bis 8. Decbr., 7,43 AM.: 0,02.

Der Topf wieder im Walde:

8. December, 7,56 AM. bis 0,15 PM. . . . .: 0,12

und dann unter die Veranda:

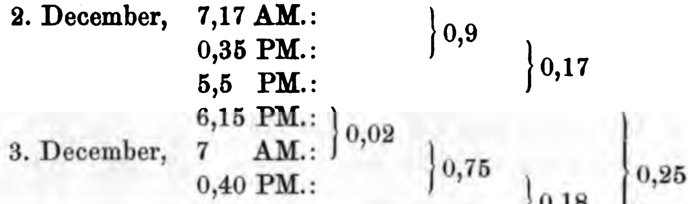
8. December, 0,15 PM. bis 5,15 PM. . . . .: 0,37.

Aus den letzteren Zahlen geht deutlich hervor, wie viel geringer, besonders bei heiterem Wetter, die Verdampfung im Walde ist als auf dem freien Platze vor dem Laboratoriumsgebäude.

Bei offenem Wetter (6. December) war die Verdampfung im Walde unter dem Blattdache nahezu ein Siebentel von derjenigen, welche unmittelbar davor im Freien stattfand. Bei mehr regnerischem Wetter ist natürlich der Unterschied viel geringer (7. und 8. December).

Sodann wurde die Stengelverdampfung geprüft. Dazu wurde am 8. December die Spitze abgeschnitten, so dass 35 cM Stengel übrig blieb. Das Ende wurde Anfangs mit Fett verstrichen. Die Pflanze verlor von 7,11 AM. bis 12,25 PM. $^1/_2$ g, Nachmittags bis 5,12 Uhr 0,08 g. Der Einfluss der Stengelverdampfung ist also jedenfalls sehr gering. Doch war obiger Werth noch zu hoch; denn unter dem Fett hindurch war etwas Wasser hinausgepresst. Vom 9. December, 5,42 PM. bis zum 10. December um 7,25 AM. war der Verlust 0,12 g. Nun wurde eine kleine Röhre mit einem Kork auf das Stengelende gesetzt und so allem Verlust durch die Wundfläche vorgebeugt. Auf 26 cM Stengellänge war nun von 8,24 AM. bis 12,35 PM. der Verlust 0,28 g; Nachmittags betrug derselbe 0,06 g; am 11. December wurde von 8 AM. bis 12,35 PM. ein Verlust von 0,52 g gefunden, Nachmittags bis 5,5 Uhr ein solcher von 0,04 g. Weil der mit Blättern versehene Zweig, wegen der grösseren Oberfläche dieser letzteren, an einem Nachmittag immer noch 6—20 g verdampfte, können obige Werthe keinen bedeutenden Einfluss auf die Resultate ausgeübt haben.

Auch mit *Ficus elastica* wurden in Tjibodas Versuche angestellt, die zu folgenden Resultaten führten.



2. December,	7,17 AM.:		0,9		
	0,35 PM.:			0,17	
	5,5 PM.:				
	6,15 PM.:	0,02			
3. December,	7 AM.:		0,75		0,25
	0,40 PM.:			0,18	



[redacted]

	6 PM.:	0,02			
7. December,	7,20 AM.:		0,57		
	11,55 AM.:				0,14
	0,36 PM.:			0,13	
	5,8 PM.:				
	5,57 PM.:	0,02			
8. December,	7,40 AM.:		0,85		
	0,37 PM.:			0,20	0,25
	5,20 PM.:				
	6,3 PM.:	0,02			
9. December,	7,20 AM.:		0,6		
	0,30 PM.:			0,09	0,18
	5,15 PM.:				
	6,3 PM.:				
	5,32 PM.:	0,01			
10. December,	7,17 AM.:		0,36		
	0,45 PM.:			0,18	0,12
	5,23 PM.:				
	5,55 PM.:	0,01			
11. December,	7,55 AM.:		0,87		
	0,42 PM.:			0,16	0,24
	5,5 PM.:				

b) Wahrnehmungen in Wageningen (Holland).

Mit derselben *Helianthus*-Sorte wurden nun auch in Wageningen in Holland Versuche angestellt. Die Versuchspflanzen wurden in ganz derselben Weise in Töpfen kultivirt, und vor dem Versuche in Umhüllungen aus Zinkblech gestellt. Dieselben wurden von 8—4 Uhr ganz frei aufgestellt. Nur wenn es regnete wurde der kleine Wagen, woran mit Klemmschrauben die Töpfe befestigt waren, unter ein Glasdach gerollt. Die Töpfe wurden hier mittelst einer allseitig angebrachten doppelten Umhüllung aus vernickeltem Kupfer, welches viel Licht reflectirt, vor zu starker Erwärmung geschützt. Oben auf dem Topf waren zwei solche Doppelschirme. Die Oberfläche der höchsten dieser beiden war in einer ähnlichen Art wie der Boden gefärbt.

Zunächst theile ich die Daten der Versuche mit:

Datum	Stunde	Verdampfung pro Stunde und dM^2 in der angegebenen Periode				Relative Feuchtigkeit	Lufttemperatur
23. Mai	4,30 PM.	0,13				55 %	16,6
24. Mai	8,5 AM.		1,2			75 %	14,8
	0,10 PM.			1,1	0,55	53 %	16,2
	0,15 PM.		1,1				
	6,15 PM.					61 %	12,5
	6,45 PM.	0,17					
25. Mai	8,20 AM.					61 %	11,4
	9,30 AM.		0,7		0,35		
	0,10 PM.			0,9		49 %	13,4
	0,15 PM.		1,1				
	4,10 PM.					54 %	14,2
	4,40 PM.	0,12					
26. Mai	8,20 AM.					76 %	11,4
	8,30 AM.		1,1		0,45		
	0,10 PM.			1,15		35 %	18,4
	0,20 PM.		1,2				
	4,20 PM.					38 %	18,0
	4,50 PM.	0,16					
27. Mai	7,45 AM.					71 %	14,6
	7,55 AM.		1,7		0,7		
	0,40 PM.			1,6		45 %	20,2
	0,45 PM.		1,5				
	4,20 PM.					33 %	20,3
	4,45 PM.	0,16					
28. Mai	7,42 AM.					68 %	12,6
	7,55 AM.						

[redacted]

Datum	Stunde	Verdampfung pro Stunde und dM² in der angegebenen Periode					Relative Feuchtigkeit	Lufttemperatur
	4,43 PM.	0,1						
31. Mai	7,55 AM.						66 %	11,4
	8,8 AM.		1,3			0,5		
	0,12 PM.				1,3		37 %	17,8
	0,22 PM.			1,3				
	4,20 PM.						44 %	17,8
	5,3 PM.							
1. Juni	4,55 PM.	0,18						
2. Juni	7,46 AM.						64 %	18,6
	7,57 AM.		2,0			0,8		
	0,15 PM.				2,1		34 %	26,8
	0,37 PM.			2,2				
	4,20 PM.						25 %	27
	4,50 PM.	0,24						
3. Juni	7,45 AM.						69 %	20,4
	7,57 AM.		2,2			0,8		
	0,40 PM.				1,9		35 %	27,6
	1 PM.			1,5				
	4,25 PM.						55 %	23,5
	?	0,12						
4. Juni	7,40 AM.						82 %	18,2
	7,50 AM.		2,2			0,8		
	0,13 PM.				1,9		55 %	23,6
	0,37 PM.			1,5				
	4,18 PM.						58 %	22,4
	4,38 PM.	0,13						
5. Juni	7,43 AM.						88 %	18,2
	7,53 AM.		1,5			0,5		
	0,15 PM.				1,2		72 %	20
	0,33 PM.			0,8				
	4,15 PM.						72 %	19
	4,40 PM.	0,18						
6. Juni	7,38 AM.						66 %	15,5
	7,47 AM.		1,7			0,7		
	12 M.				1,7		47 %	20,3
	0,20 PM.			1,7				
	4,20 PM.						26 %	21,8
	4,50 PM.	0,14						
7. Juni	7,47 AM.						67 %	16,8
	7,57 AM.		1,8			0,75		
	0,25 PM.				1,9		36 %	22,2
	0,40 PM.			2,0				
	4,20 PM.						34 %	22,1

Datum	Stunde	Verdampfung pro Stunde und dM^2 in der angegebenen Periode					Relative Feuchtigkeit	Lufttemperatur
	4,50 PM.	0,10						
8. Juni	7,37 AM.						74 %	16,8
	7,45 AM.		1,7					
	0,13 PM.				1,3	0,55	55 %	19,7
	0,27 PM.			0,7				
	4,23 PM.						93 %	17,8
	4,45 PM.	0,17						
9. Juni	7,40 AM.						75 %	19,7
	7,55 AM.		2,5					
	0,13 PM.				1,5	0,7	43 %	26,1
	0,37 PM.			1,1				
	4,15 PM.						94 %	16,8
	4,40 PM.	0,04						
10. Juni	7,40 AM.						96 %	13,4
	7,55 AM.		0,7					
	0,35 PM.				1,0	0,4	74 %	19
	0,55 PM.			1,5				
	4,8 PM.						61 %	20,6
	4,30 PM.							
12. Juni	4,35 PM.	0,1						
13. Juni	7,45 AM.						80 %	18
	7,55 AM.		1,5			0,6		
	0,15 PM.				1,6		63 %	21,8
	0,32 PM.			1,8				
	4,27 PM.						68 %	22,2
	4,40 PM.	0,2						
14. Juni	7,50 AM.						80 %	19,6
	8 AM.		2,2			1,0		
	11,45 AM.				3,0		51 %	25
	0,10 PM.			3,0				
	4,25 PM.						41 %	26,6

Beiläufig mag bemerkt werden, dass die Resultate vom 5., 8. und 9. Juni sehr geeignet sind, um den Einfluss der Beleuchtung zu demonstrieren. Den 5. Juni hatte Morgens nahezu drei Stunden die Sonne geschienen, Nachmittags noch nicht eine Viertelstunde. Den 8. und 9. war Morgens die Sonne fast drei Stunden da, Mittags fast gar nicht. Den 10. war das Verhältniss gerade umgekehrt. Den 30. Mai kam weder Morgens noch Mittags die Sonne zum Vorschein. Auch den 29. war wenig Sonne da. Der Einfluss dieser Insolation auf die Verdampfung zeigt sich deutlich.

Die Stunden des Sonnenscheines wurden registrirt mit einem Negretti- und Zambra'schen „Sunshine recorder". Feuchtigkeit und Lufttemperatur wurden wieder mit einem Assmann'schen Psychrometer bestimmt.

Auch in Wageningen wurde ein Versuch über Stengelverdampfung gemacht. Die ganze Verdampfung eines Stengels mit nahezu 20 cM^2 Oberfläche betrug in acht Stunden noch nicht 0,5 g und zwar an einem heissen Tage (Temperatur 18—22,2° C), mit fortwährendem Sonnenschein und von geringer relativer Feuchtigkeit (die drei Bestimmungen um nahezu 8, 12 und 4 Uhr gaben 67 %, 36 % und 33 %). Der Einfluss auf die Blattverdampfungszahl ist also jedenfalls auch hier wiederum sehr gering gewesen.

Auch über den Einfluss der Bodenerwärmung wurden einige Versuche angestellt. Es wurden nun auf den Wagen zwei Töpfe gestellt, von welchen der eine durch die beschriebene Umhüllung vor zu grosser Erwärmung geschützt wurde, der andere nicht. Am nächsten Tage wurden die Töpfe gewechselt, so dass derjenige, welcher am vorigen Tage nicht geschützt war, nun wohl geschützt wurde und umgekehrt. Es wurden dabei die folgenden Resultate erhalten.

Versuche vom 16. Juli:

Verdampfung von 7,50 AM. bis 4,25 PM.

a) Topf im Schatten (No. 1) 2,13 pro Stunde dM^2;

b) volle Sonne (No. 2) 2,0 pro Stunde dM^2.

Bei dem letzteren stieg die Temperatur an der Oberfläche bis zu 36° C., bei dem ersteren bis 28,5° C.; die wahrgenommene höchste Lufttemperatur betrug 25,6° C.

Versuche vom 17. Juni:

Verdampfung von 7,45 AM. bis 4,15 PM.

a) Topf im Schatten (No. 2) 2,4 pro Stunde dM^2;

b) volle Sonne (No. 1) 2,7 pro Stunde dM^2.

Um 12 Uhr zeigt die Erde des Topfes im Schatten 32,5° C., die des anderen 40° C., um 4 Uhr sind diese Temperaturen resp. 31 und 36,5° C. Höchste Lufttemperatur 29,5° C.

Die höchste Temperatur der Erde des nicht beschützten Bodens war für den ersten Versuch 34° C., für den zweiten 38,5° C.

Versuche vom 18. Juni:

Verdampfung von 4,45 AM. am vorigen Tage bis 4,20 PM.

a) Topf im Schatten (No. 1) 0,27 pro Stunde dM^2;

b) volle Sonne (No. 2) 0,23 pro Stunde dM^2.

Um 12 Uhr hat der beschattete 19° C., der nicht beschattete Topf 22° C., um 4 Uhr sind diese Temperaturen resp. 21 und 25° C. Höchste Temperatur im Boden der Umgebung 22° C., höchste Lufttemperatur 17,9° C.

Versuche vom 19. Juni:

Verdampfung von 7,45 AM. bis 4 PM.

a) Topf im Schatten (No. 2) 1,2 pro Stunde dM^2;

b) volle Sonne (No. 1) 1,3 pro Stunde dM^2.

Um 12 Uhr ist die Temperatur der Oberfläche der Erde am beschatteten Topf 23° C., in der Sonne am nicht beschützten 28° C., um 4 Uhr sind diese Temperaturen resp. 21 und 22° C. Die höchste wahrgenommene Temperatur der Oberfläche der Erde der Umgebung ist 26,5, die der Luft 20,4° C.

Versuche vom 21. Juli:

Verdampfung von 12 AM. bis 4 PM.

a) Topf im Schatten (No. 3) 3,0 pro Stunde dM^2;

b) volle Sonne (No. 4) 2,2 pro Stunde dM^2.

Um 4 Uhr zeigt der nicht umhüllte Topf oben eine Temperatur von 39,7° C., der umhüllte 33° C. Lufttemperatur um 4 Uhr 27,4° C.

Versuch vom 22. Juli (unvollkommen beobachtet):

Verdampfung von 8,50 AM. bis 4 (?) PM.

a) Topf im Schatten (No. 4) 1,4 pro Stunde dM^2;

b) volle Sonne (No. 3) 1,2 pro Stunde dM^2.

Der nicht umhüllte zeigt an der Oberfläche der Erde um 12 Uhr 29,5° C., der umhüllte Topf 23° C. (?).

[redacted]

scheinen sogar die der Erwärmung überragt zu haben. Bei 40° C. macht sich vielleicht der Einfluss bisweilen insoweit geltend, dass die zu starke Erwärmung die Verdampfung deutlich herabdrückt (Versuche vom 21. Juli). Hierüber sind jedoch zahlreiche Versuche nothwendig, die ich nicht angestellt habe, weil mich vorläufig nur die Frage interessirte, ob durch eine die Umgebung um ein Paar Grade übersteigende Erwärmung die Verdampfung erheblich beeinflusst wurde. Dies ist jedoch bei *Helianthus* nicht der Fall.

Resultate.

Wenn wir die Versuche auf Java mit den Wagening'schen vergleichen wollen, ist zunächst die Frage, inwieweit die beobachteten klimatischen Verhältnisse den normalen entsprechen.

Für Java habe ich keinen Grund anzunehmen, dass das Wetter zur Zeit meines Aufenthaltes besonders von den normalen Verhältnissen verschieden war. Wie schon bemerkt, war zur Zeit meiner Ankunft das Wetter gewiss trocken, aber im Laufe des Septembers änderte sich die Sache, und für October und November habe ich von den Einwohnern nicht vernommen, dass sie sich auffallend von gewöhnlichen October- und November-Monaten unterschieden, wenigstens waren sie gewiss nicht trockener. Für Tjibodas ist dies wenigstens in Bezug auf December auch nicht der Fall. Ich meine also annehmen zu müssen, dass die Transpirationsversuche auf Java nicht zu besonders von der Norm abweichenden Resultaten geführt haben.

Anders ist es mit den Wagening'schen Versuchen. Sie wurden angestellt in einer Zeit, in der es im Allgemeinen trocken, hell und warm war, so dass die Experimente gewiss Zahlen gegeben haben, die eher zu hoch als zu niedrig sind.

Die Mittel sämmtlicher Beobachtungen mit *Helianthus*, die an ganzen Tagen angestellt wurden, gaben nun für Buitenzorg und Wageningen dieselbe Zahl, nämlich 0,6 g pro Stunde und $^1/_2$ dM^2 Oberfläche + $^1/_2$ dM^2 Unterfläche der Blätter. Für Tjibodas ist diese Zahl jedenfalls geringer; das Mittel der vier Beobachtungen, die auf dem freien Platz vor dem Laboratoriumsgebäude angestellt wurden, ist 0,39. Die Versuche mit *Acalypha tricolor* gaben in Buitenzorg nahezu dasselbe Resultat, wie die mit *Helianthus*. *Cedrela serrulata* gab an einem der beiden Tage auch denselben Werth, den

zweiten war sie nicht mehr normal. *Pterocarpus* und *Ficus* gaben, wie auch aus ihrer Blattconsistenz vorherzusagen war, niedrigere Resultate.

Bei der Vergleichung der Verdampfungsstärke in Buitenzorg und hier haben wir nur mit den *Helianthus*-Versuchen zu thun.

Ich lege natürlich kein Gewicht darauf, dass der Werth für Buitenzorg und Wageningen gleich gefunden wurde, denn es fragt sich natürlich, inwieweit länger fortgesetzte Versuche zu anderen Resultaten geführt hätten.

Zunächst fragen wir uns, ob wir erklären können, dass in den betreffenden Versuchen Wageningen und Buitenzorg dasselbe Resultat gaben.

In erster Linie ist Nachts die Feuchtigkeit wohl grösser in Buitenzorg als hier. Dann ist jedoch schon wegen des Fehlens des Lichtes die Verdampfung so gering, das dieser Factor nur sehr wenig ins Gewicht fällt. Eher wäre von Einfluss die Thatsache, dass in den Tropen der Tag kürzer war. Letzteres wird jedoch wenigstens theilweise dadurch compensirt, dass in den Tropen die Sonne schneller eine gewisse Höhe erreicht hat. Ich kann mir jedoch sehr wohl vorstellen, dass das eventuell in den Tropen durch obige Factoren entstandene Deficit durch die andauernde grosse Wärme, durch die grössere Lichtstärke in Verbindung mit der Thatsache, dass die relative Feuchtigkeit wenigstens über Tag nicht soviel von der unsrigen abweicht, sogar mehr als compensirt wird.

Ich bin mir sehr wohl bewusst, dass gegen meine Experimente und Erwägungen noch Bedenken erhoben werden könnten.

So wird man versucht sein zu bemerken, dass meine Versuche, wenigstens die Buitenzorg'schen, in den Monaten October und November stattfanden, während die Haberlandt'schen im Januar hauptsächlich angestellt wurden. Wenn ich aber den Monat Januar, den ich grösstentheils auf Java zubrachte, mit den Monaten October und November, die ich da verbrachte, vergleiche, kann ich nicht erwarten, dass das von erheblichem Einfluss sein würde. Bekanntlich ist ja in Buitenzorg der Unterschied zwischen dem „nassen“ und „trockenen“ Monsun bisweilen so gering, dass man von dem Uebergang fast nichts bemerkt. Es ist mir aber besonders unwahrscheinlich, dass bei längerer Fortsetzung der Versuche sich der Unterschied der Transpirationszahlen in dem Sinne ändern würde, dass Buitenzorg einen geringeren Werth erhielt, weil gerade die Wagening'schen Zahlen, wie schon hervorgehoben, gewiss und wahr-

scheinlich in nicht unbedeutendem Grade, zu hoch sind. Versuche, die nur von geringerer Dauer sind, leiden an einer gewissen Unsicherheit. Dies gilt natürlich sowohl für die Haberlandt'schen Experimente, wie für die meinigen. Ich hoffe aber im Stande zu sein, später noch über neue Versuchsreihen zu berichten, und zwar sowohl in Bezug auf Java als auf Holland.

Noch eine Bemerkung könnte gemacht werden. Oefters mussten an meinen Versuchspflanzen Blätter abgepflückt werden, um vorzubeugen, dass einige oder mehrere dieser Organe in den Schatten geriethen, oder vielleicht auch, weil sie nicht mehr ganz gesund aussahen, oder endlich auch, um die Zahl dieser Organe, deren Oberfläche bestimmt werden müsste, einzuschränken. Es liegen nun einige Beobachtungen vor, welche darauf hindeuten, dass bei Entblätterung die Verdampfung der übrig bleibenden Organe zunimmt. Ich habe übrigens irgend einen erheblichen Einfluss dieser Operation niemals constatiren können; nur für einen Fall wurde derselbe, und dann noch mit einem Fragezeichen, notirt. Zudem wurde diese Entblätterung sowohl in Wageningen als auf Java ausgeführt, so dass ich glaube, dass die Versuche jedenfalls vergleichbar sind.

Ich kann also nicht anders, als meiner Meinung Ausdruck geben, dass ich glaube, dass wirklich die Transpiration in den Tropen nicht so gering ist, als man wohl geglaubt hat annehmen zu müssen. Zu einer definitiven Entscheidung sind jedoch viel zahlreichere Versuche nothwendig als die Haberlandt'schen und die meinigen.

Ich kann also nicht umhin zu erklären, dass ich mich den Resultaten der Haberlandt'schen Versuche nicht anschliessen kann, auch mit einer theoretischen Folgerung bin ich zu meinem Bedauern nicht einverstanden, und zwar mit der folgenden: „Die geringe Transpiration, welche die doch so üppig wachsenden Pflanzen der feuchten Niederungen Java's und jedenfalls in ausgesprochenerem Maasse die Vegetation der mittleren und oberen Bergregion, soweit der Nebelgürtel reicht, kennzeichnet, ist gewiss ein schwer wiegendes Argument gegen die noch immer sehr verbreitete Annahme, dass der Transpirationsstrom als Vehikel der Nährsalze für die Ernährung der grünen Landpflanzen von massgebender Bedeutung sei[1]).“

Zuerst meine ich, dass es durchaus noch nicht feststeht, dass die Pflanzen besonders der mittleren und oberen Bergregion so üppig wachsen. Man sieht zwar eine recht üppige Vegetation,

1) Haberlandt, l. c., p. 25.

aber — weiss eigentlich herzlich wenig über die Zeit, welche zu deren Ausbildung erforderlich gewesen ist. Anf den Gegenstand der Assimilation und weiteren Stoffbildung in den Tropen hoffe ich aber später zurückzukommen.

Nehmen wir weiterhin an, die Transpiration sei wirklich in den Tropen so gering, wie Herr Haberlandt meint, dass dies der Fall ist. Kann nun eventuell aus einer geringen Transpiration gefolgert werden, dieselbe habe auch eine geringe Bedeutung für den Transport der Nährsalze? Dies wäre doch nur der Fall, wenn nicht noch andere Momente für die Aufnahme von Nährsalzen von Einfluss wären. So z. B., ob die fortwährend höhere Temperatur (wenigstens auf niederen Standorten) oder die Natur des Bodens nicht einen Einfluss ausüben auf den Gehalt an Salzen der Bodenflüssigkeit, ob vielleicht die schnell wachsenden Pflanzen durch die Natur ihrer Wurzelausscheidungen in der Nähe ihre Wurzelhaare nicht eine concentrirtere Lösung der Bodenbestandtheile erzeugen und dann dieselben in grösseren Mengen aufzunehmen vermögen, ob vielleicht in dem trockenen Monsun, wenn das Wachsthum vieler Pflanzen still steht, dieselben nicht fortfahren, allmählich noch bedeutende Mengen Nährsubstanzen aufzunehmen, die dann in dem nächsten nassen Monsun zu neuem Wachsthum dienen können?[1])

Alle Speculationen über dergleichen Gegenstände können zwar als Ausgangspunkt für Versuche sehr nützlich sein, und auch in weiteren Kreisen sehr anregend wirken; man wird sich jedoch immer zu hüten haben, die Resultate derselben als feststehend hinzustellen. —

Um in Bezug auf die Grösse der Transpiration Einsicht zu bekommen, ist zunächst ausgedehntes Versuchsmaterial nothwendig. Vorliegende Abhandlung möchte ich nur als einen bescheidenen Beitrag in dieser Richtung betrachtet haben.

---

1) Ich stelle mir vor, dass beim Uebergang des nassen in den trocknen Monsun die Pflanzen, die nicht auf Standorten reich an Grundwasser wachsen, allmählich weniger Wasser aufnehmen können, indem die Wasserversorgung der Wurzel immer mehr eingeschränkt wird. Muthmasslich werden sie sich diesem neuen Zustand anpassen durch vollständigeren Verschluss ihrer Spaltöffnungen. Weil sie nun aber in diesem letzteren Zustand viel weniger Kohlensäure aufnehmen können (vergl. Stahl, l. c.), kann ich mir vorstellen, dass nun der neu gebildete Stoff zu neuem Wachsthum nicht mehr ausreicht, so dass dieses erst wieder eintritt bei neuem Regenfall. Falls nun die wirklich stattfindende Transpiration — nicht die „potenzielle" also — in der trocknen Periode öfters geringer wäre als in der nassen, könnten natürlich doch allmählich auch in dieser Saison bedeutende Mengen Nährsalze aufgenommen werden. Obgleich ich mir vorstelle, dass die Sache so verläuft, möchte ich doch diesem Gedanken keinen grösseren Werth beilegen.

Ueber die Secretion des Schildchens.

Von

J. Grüss.

Mit 1 Holzschnitt.

Die Frage nach der Secretion des Schildchens wurde zuerst in eingehender Weise von van Tieghem[1]) behandelt. Derselbe löste aus endospermhaltigen Samen die Embryonen mit ihrem Schildchen ab und liess dieselben theils auf feuchtem Moos, theils auf einem Brei von Stärkekleister wachsen. Aus den Corrosionen der Stärkekörner, die sich an der Oberfläche des Schildchens befanden, schloss er, dass von dem Embryo aus dem Schildchen Diastase abgesondert wurde. Aehnliche Versuche sind dann später von Bloziszewski[2]) mit gleichem Erfolge ausgeführt.

In neuerer Zeit ist die Frage nach der Secretion des Schildchens besonders von Brown und Morris[3]) wieder aufgenommen. Sie liessen Gerstenembryonen auf Stärkegelatine wachsen und beobachteten, dass die Stärkekörner in der Gelatine lebhaft corrodirt wurden, während sich dieselben durch Bakterienwirkung nur sehr langsam veränderten.

Da die Diastase in Gelatine verhältnissmässig langsam eindringt, habe ich[4]) diesen Versuch in der Weise abgeändert, dass ich die Embryonen direct in Stärkekleister setzte und mittelst Fehling'scher Lösung den gebildeten Zucker bestimmte, während durch Controlversuche geprüft wurde, ob Bakterien eine gleiche

1) Van Tieghem, Recherches physiologiques sur la germination. Ann. d. sciences nat., sér. V, t. 17, 1873, p. 205.

2) Th. Bloziszewski, Physiologische Untersuchungen über die Keimung und weitere Entwickelung einiger Samentheile bedecktsamiger Pflanzen. Thiel's landw. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 145.

3) Brown und Morris, Researches of the germination of some of the Gramineae. London 1890.

4) J. Grüss, Ueber das Verhalten des diastatischen Enzyms in der Keimpflanze. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXVI, Heft 3.

Wirkung hervorzubringen vermochten; danach konnte ich mich meinen Vorgängern in der Meinung anschliessen, dass vom Schildchen ein diastatisches Enzym abgesondert wird.

Schliesslich haben noch Pfeffer[1]) und Hansteen diese Thatsache bestätigt: es wurde an Maisembryonen unter geeigneter Sterilisationsvorrichtung — also unter Ausschliessung von Bakterien — ein Brei aus Gyps und Stärke angegossen, welche dann von dem Schildchen aus corrodirt wurde.

Man sollte nun meinen, dass die Untersuchungen über den Gegenstand abgeschlossen seien; doch trifft dies keineswegs zu, wie eine Schrift von H. Linz[2]) lehrt, die derselbe in Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik vor Kurzem veröffentlichte. Auf Grund seiner Versuche glaubt der Autor aussagen zu müssen, ich hätte mich durch ausgeschiedenen Zucker oder durch Bakterienwirkung täuschen lassen, mit anderen Worten: in dem Stärkekleister, in welchem man Maiskeimpflanzen ohne Endosperm hat wachsen lassen, rührt der durch Fehling'sche Lösung nachweisbare Zucker daher, dass derselbe von den Schildchen secernirt wurde und dass ferner Bakterien den Stärkekleister verzuckerten. Diese letztere Interpretation ist nicht neu, da sie schon von Krabbe den Versuchen von Bloziszewski entgegengehalten worden war. In der hier mitgetheilten Untersuchung habe ich diesen Gegenstand noch einmal geprüft, wobei mein Augenmerk hauptsächlich auf Ausschliessung der Bakterien gerichtet war.

Versuchsreihe I.

A. Keimpflanzen von *Zea Mais,* deren Endosperme abpräparirt worden waren, wurden mit Sublimatwasser (1 : 1000) und dann mit sterilem Wasser abgespült, worauf sie in ein Erlenmeier'sches Kölbchen kamen, das mittelst Wattepfropf verschlossen wurde und 100 ccm eines 1procentigen Stärkekleisters enthielt.

B. Zum Vergleich wurden fünf den vorigen ähnliche Keimpflanzen in 100 ccm Wasser gesetzt.

Beide Kulturen blieben drei Tage stehen, und nach Entfernung der Keimpflanzen wurden die Flüssigkeiten, nachdem zur Lösung B

1) Pfeffer, Ueber die Ursache der Entleerung der Reservestoffe aus Samen. Ber. d. Königl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch., 1893.

2) H. Linz, Beiträge zur Physiologie der Keimung des Mais. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, 1896.

1 g lösliche Stärke gegeben war, aufgekocht und wieder auf 100 ccm aufgefüllt.

1 ccm der Lösung A reducirte 0,6 ccm Fehling'sche Lösung,
1 „ „ „ B „ noch nicht 0,1 „ „ „
(Spur Cu_2O).

10 ccm der Lösung A + 25 ccm Wasser + 1 Tropfen Jodlösung: schwach hellviolett,

10 ccm der Lösung B + 25 ccm Wasser + 1 Tropfen Jodlösung: dunkelblau.

	Polarisation mittelst des Wild'schen Apparates:
Lösung A	36,2°
Lösung B	48,1°
1 procentige Lösung von löslicher Stärke	52°.

Quantitative Bestimmung nach der Allihn'schen Methode unter Anwendung der von Kusserow gegebenen Vorschriften[1]):

25 ccm der Lösung A = 0,128 g Cu = 0,113 g Maltose,
100 ccm der Lösung A . . . . . = 0,452 g Maltose.
75 ccm der Lösung B wurden zu 25 ccm eingedunstet; diese lieferten 0,004 g Cu.
100 ccm der Lösung B = 0,005 g Cu = 0,0044 g Maltose.

Nach diesem Ergebniss kann von einer Täuschung durch ausgeschiedenen Zucker nicht die Rede sein; dagegen ist hier der Einwurf zulässig, dass der Zucker durch die Einwirkung von Bakterien auf den Stärkekleister herrührt, welche vielleicht durch das Abspülen mit Sublimatwasser nicht entfernt wurden.

Sterilisation von Keimpflanzen.

Wie sich später herausstellte, genügte es nicht, Keimpflanzen einfach mit Sublimatwasser abzuspülen, um sie zu sterilisiren; es war vielmehr nöthig, ungekeimte Maiskörner bakterienfrei zu machen und aus ihnen sterile Keimpflanzen zu ziehen. Nach mehreren vergeblichen Versuchen[2]) gelang dies auf folgende Weise:

---

1) R. Kusserow, Ueber die quantitative Bestimmung der Maltose und Dextrose durch Reduction alkalischer Kupferlösung. Wochenschrift f. Brauerei, XII. Jahrg., No. 25.

2) Eine allgemeine Vorschrift zu geben, ist nicht möglich, da sich die einzelnen käuflichen Sorten Mais hierbei verschieden verhielten.

Etwa 100 ausgesuchte Körner wurden mehrmals mit sterilisirtem Wasser[1]) abgespült und blieben dann in ebensolchem Wasser 48 Stunden liegen. Darnach kamen sie in Sublimatwasser (1 : 1000), in welchem sie $^3/_4$ Stunden unter mehrfachem Umschütteln verblieben. In der hierzu verwendeten Glasschale, deren Rand abgeschliffen war und welche mit einer Glasplatte bedeckt war, wurde nun die Sublimatlösung durch steriles Wasser ersetzt, wobei darauf geachtet wurde, dass keine Luft im Gefäss zurückblieb. Dasselbe wurde alsbald in den Sterilisationsraum geschoben und darin so gehalten, dass das Wasser abfloss[2]).

Der Sterilisationsraum bestand aus einer grossen Glocke, welche in einer hohen Krystallisationsschale mit Sublimatwasser stand und oben einen Tubus hatte. Durch diesen führten zwei Röhren, die eine in ein mit Salicylwatte gefülltes Chlorcalciumrohr, die andere nach einem Kolben, aus dem Wasserdampf in den Sterilisationsraum geleitet werden konnte.

Die meisten Körner keimten nicht; die andern, etwa 15, blieben eine Woche in der Schale liegen.

Präparation der Keimpflanzen.

Schon bevor die sterilen Maiskörner unter die Glocke des Sterilisationsapparates gelangten, waren unter dieselbe zwei Erlenmeier'sche Kölbchen, welche 50 ccm Wasser und 1 g lösliche Stärke enthielten und sterilisirt waren, geschoben worden, während Wasserdampf den Apparat durchstrichen hatte. Ausserdem waren noch einige Kolben mit sterilisirtem Wasser ohne Stärke hinein-

[redacted]

war, wurden in dem Sublimatwasser abgespült, welches die Glocke des Sterilisationsraumes abschloss, kamen dann in das sterile Wasser und aus diesem in eins der oben erwähnten Erlenmeier'schen Kölbchen, welches den Stärkekleister enthielt (1 g lösliche Stärke und 50 ccm Wasser). Das Kölbchen wurde dann sogleich wieder mit dem Wattepfropf verschlossen.

Versuchsreihe 2.

Bei der vorstehend beschriebenen Präparation wurden vier Keimpflanzen ohne Endosperm auf Stärkekleister (= A) gesetzt, auf dem sie sich fünf Tage bei $t = 22^{0} - 25^{0}$ befanden. In dieser Zeit waren alle gewachsen; an einer hatte sich der Stengel mit den primären Blättern etwa um das Fünffache verlängert. Zum Vergleich war ein Kölbchen mit Stärkekleister (= B) von derselben Concentration und unter denselben Umständen aufbewahrt worden.

Nachdem die Keimpflanzen, die sich bei der mikroskopischen Prüfung[1]) als völlig intact erwiesen hatten, entfernt worden waren, wurde zu beiden Kolben 50 ccm Wasser gesetzt, dann aufgekocht und wieder auf 100 ccm aufgefüllt.

5 ccm von A + 1 Tropfen Jodtinktur: gelblich,
5 „ „ B + 1 „ „ blau.

Eine grössere Menge des Stärkekleisters B ergab mit Fehling'scher Lösung nur eine Spur Cu_2O.
1 ccm von A reducirte 0,4—0,5 ccm Fehling'sche Lösung.

Um also eine Allihn'sche Bestimmung zu machen, musste die Flüssigkeit auf das halbe Volum eingeengt werden. Es wurden daher 50 ccm der Lösung zu 25 ccm eingedunstet.

Diese lieferten: 0,178 g Cu oder 0,148 g Maltose.
Der Stärkekleister A enthielt: 0,296 g Maltose.

Nach dieser Zuckermenge sind 35 % Stärke umgesetzt worden, wenn man die Brown- und Morris'sche Gleichung der Rechnung zu Grunde legt. In Wirklichkeit dürfte der Umsatz noch ein grösserer gewesen sein, da die Keimpflanzen bei ihrem Wachsthum doch wahrscheinlich Zucker aus der Lösung aufgenommen hatten.

1) Diese erfolgte in allen Fällen.

Versuchsreihe 3.

Von den vier Keimpflanzen des vorigen Versuches wurde eine ausgewählt und noch unter der Glocke des Sterilisationsapparates nach dem Abspülen mit Sublimatwasser und sterilem Wasser in ein Kölbchen mit steifem Stärkekleister gebracht, welches dann sofort mit Wattepfropf verschlossen wurde. Diese Kultur dauerte 13 Tage, während welcher Zeit der Kleister zum Theil verflüssigt wurde. Die verflüssigten Stellen, welche die Keimpflanze umgaben, blieben wasserhell, ein Zeichen, dass Bakterien nicht vorhanden waren.

Nach Beendigung des Versuches wurde der Kleister zu 200 ccm aufgefüllt und die Lösung zu gleichen Theilen in zwei Kolben gebracht. Die eine Hälfte wurde bis zum Kochen erhitzt, worauf beide Hälften mit gleichviel Chloroform versetzt wurden und verdunkelt drei Tage stehen blieben.

Unter dem Mikroskop konnten an den verschiedensten Schnitten der Keimpflanze keine Bakterien wahrgenommen werden. Das Schildchen erwies sich als völlig unverletzt. Die Palissadenzellen waren gewachsen. In den Parenchymzellen des Schildchens, und wie es mir schien, auch in einzelnen Palissadenzellen fand sich Stärke. In dem Gewebe war ferner viel Fett. Die Länge der in dem Kölbchen gezogenen Keimpflanze betrug 11 cm.

Von jeder der beiden Versuchslösungen wurden 50 ccm abgehoben und zu 25 ccm eingedunstet.

Lösung A, in der die Diastase wirksam war: 0,062 g Cu,
Lösung B, die vorher aufgekocht worden war: 0,0395 g Cu.

Versuchsreihe 4.

Zwei Keimpflanzen, deren Endosperm abpräparirt war, wurden steril in reinem Wasser vier Tage gezogen.

30 ccm dieses Kulturwassers + 1 ccm Guajaklösung + 1 ccm H_2O_2: hellblau,
30 ccm destillirtes Wasser + 1 ccm der Guajaklösung + 1 ccm H_2O_2: ungefärbt.

Der Unterschied war noch nach 24 Stunden deutlich zu sehen. Da aber die Reaction schwach war, muss wenig Diastase ausgeschieden worden sein.

Die Keimlinge wurden einige Minuten in Guajaklösung gehalten, und nach dem Abdunsten des Alkohols in verdünnte Wasserstoff-

superoxydlösung: am Schildchen trat eine intensive Bläuung auf, die aber nicht gleichmässig vertheilt war; auch die Wurzeln verfärbten sich ein wenig und zwar am meisten noch an der Spitze.

Darnach kann man der Meinung sein, dass bei unseren Versuchen die grösste Enzymwirkung an der Oberfläche des Schildchens stattfindet und nur eine sehr geringe in der Kulturflüssigkeit selbst.

Versuchsreihe 5.

In dieser Versuchsreihe operirte ich mit Maiskörnern, die schon längere Zeit an der Luft gelegen hatten und welche bei der Sterilisation ein schlechtes Ergebniss lieferten. Trotzdem will ich diese Versuche anführen, da sie über die Bakterienwirkung einigen Aufschluss geben. Die Maiskörner wurden so behandelt, wie ich dies bei Versuch 2 angegeben habe.

Versuch 5a.

Drei ganze intacte Keimpflanzen kamen in ein Kölbchen, das Stärkekleister von 25 ccm Wasser und 1 g lösliche Stärke enthielt. Dauer des Versuches: fünf Tage. Durchschnittstemperatur = 21°.

Nach der angegebenen Zeit war die Lösung etwas getrübt; sie enthielt, wie sich dies unter dem Mikroskop zeigte, Bakterien.

5 ccm dieser Lösung reducirten 0,3 ccm Fehling'sche Lösung.
25 „ „ „ „ 1,5 „ „ „

Versuch 5b.

Zwei Keimpflanzen, deren Endosperm abpräparirt worden war und deren embryonale Stengel etwa je 1 cm Länge hatten, wurden gleichzeitig mit den vorigen unter denselben Bedingungen der Temperatur, des Lichtes und der Zeitdauer auf Stärkekleister (25 ccm Wasser und 1 g lösliche Stärke) kultivirt. Bei Beendigung des Versuches hatte sich der eine Stengel um das Doppelte, der andere um das Dreifache verlängert. Auch in dieser Kultur waren Bakterien zugegen.

1 ccm Stärkekleister reducirte 1,7 ccm Fehling'sche Lösung.
25 „ „ reducirten 42,5 „ „ „

Wenn auch der Unterschied ein sehr grosser ist, so würde hier eine Schlussfolgerung nicht zulässig sein.

Versuchsreihe 6.

Es wurde versucht, die Enzymabsonderung aus dem Schildchen dadurch unwirksam zu machen, dass dasselbe mit einer abschliessenden Schicht überzogen wurde. Um eine solche herzustellen, erwies sich als ein geeignetes Mittel Siccativ.

Versuch 6a.

Es wurden von zwei sterilen Maiskeimpflanzen unter der Glocke des Sterilisationsapparates die Endosperme abpräparirt, dann die Objecte mit Sublimatwasser und sterilem Wasser abgespült, worauf sie 15 Stunden in dem Sterilisationsraum liegen blieben. Danach wurde ein Kölbchen mit Siccativ, das vorher erhitzt worden war, hineingeschoben. Die zähflüssige Masse wurde mittelst eines Platindrahtes aufgetragen und zwar so, dass der Rand rings um das Schildchen, d. h. also die durchschnittene Aleuronschicht, fest verkittet wurde.

Die beiden so präparirten Keimpflanzen blieben nun wieder 24 Stunden liegen, wurden dann mit Sublimat- und sterilem Wasser abgespült und alsbald in Stärkekleister (25 ccm Wasser und 1 g lösliche Stärke) gesetzt. Auf diesem wurden sie sieben Tage belassen.

In dieser Kulturflüssigkeit wurden Bakterien vorgefunden.

1 ccm reducirte 1,7 ccm Fehling'sche Lösung.
25 „ reducirten 42,5 „ „ „

Versuch 6b.

Zwei Keimpflanzen wurden genau so wie die vorigen unter



[redacted]

Trotz der Anwesenheit der Bakterien hat sich die Wirkung des Verschlusses doch bemerkbar gemacht, wie dies die Zahlen 42,5 und 17,5 andeuten.

Versuchsreihe 7.

Da es sehr schwer ist, völlig sterile Objecte zu erhalten, habe ich es versucht, die Sterilisation soweit wie möglich zu treiben. Nach mehreren misslungenen Versuchen konnten endlich auf folgende Weise keimfreie Kulturen erlangt werden:

100 ausgesuchte Maiskörner wurden an der Chalazza mit einer sterilen Bürste gut gesäubert und wurden dann $^1/_2$ Minute mit Sublimatwasser abgespült, worauf sie mit sterilem Wasser abgewaschen wurden, und in ebensolchem 16 Stunden liegen blieben. Dann wurden sie abermals fünf Minuten mit Sublimatwasser behandelt und blieben weitere 18 Stunden in reinem Wasser liegen. Danach kamen sie zum dritten Mal in Sublimatwasser und wurden nun unter die Glocke des Sterilisationsraumes geschoben. Nach $^1/_2$ Stunde wurde hier das Sublimatwasser durch steriles Wasser ersetzt; die letzte Portion desselben bedeckte die Körner nur theilweise. Die Körner blieben nun fünf Tage liegen.

Die Präparation der Keimpflanzen geschah wie beim vorigen Versuch unter der Glocke, nur wurde das Abspülen mit Sublimatwasser sorgfältiger ausgeführt und etwas länger ausgedehnt.

Versuch 7a.

Drei Körner, von denen eins gekeimt hatte, gelangten in ein Erlenmeier'sches Kölbchen, das Stärkekleister von 1 g löslicher Stärke und 50 ccm Wasser enthielt. Diese Kultur dauerte 14 Tage, während welcher Zeit sich das eine Korn vollständig entwickelt hatte; seine Stengellänge betrug 10—11 ccm. Die beiden andern Körner waren todt.

5 ccm der Lösung reducirten 0,4 cm Fehling'sche Lösung.
50 „ „ „ „ 4 „ „ „

Versuch 7b.

Eine intacte Keimpflanze, von der das Endosperm abpräparirt worden war, gelangte in ein Erlenmeier'sches Kölbchen, das 50 ccm eines 1 procentigen Stärkekleisters (aus löslicher Stärke) enthielt. Dauer der Kultur: sieben Tage.

Die Länge dieser Keimpflanze betrug am Ende des Versuches: 7 cm.

Jodreaction: weinroth.

5 ccm der Lösung reducirten 1,1 ccm Fehling'sche Lösung.
50 „ „ „ „ 11 „ „ „

Versuch 7c.

Eine Keimpflanze, deren Schildchen mit Siccativ überzogen war, wurde unter denselben Bedingungen wie die vorige gehalten. Der Stengeltheil war nur 0,5 cm gewachsen. Am Ende der Kultur war die Pflanze abgestorben; sie befand sich in 25 ccm eines 1 procentigen Stärkekleisters.

10 ccm dieser Lösung reducirten weniger als 0,1 ccm Fehling'sche Lösung,
25 ccm dieser Lösung reducirten weniger als 0,25 ccm Fehling'sche Lösung.

Versuch 7d.

Eine Keimpflanze wurde genau so wie die vorige und unter denselben Bedingungen behandelt. Das ganze Schildchen war mit Siccativ überzogen. Diese Kultur gelang: Stengel und Würzelchen waren am Ende des Versuches turgescent. Nach der Entnahme aus dem Stärkekleister betrug die Stengellänge 2 cm. In den Parenchymzellen des Schildchens befand sich noch transitorische Stärke. Das Kölbchen enthielt bei diesem Versuch 50 ccm eines [redacted]

Versuch 7e.

Eine Keimpflanze, deren Endosperm abpräparirt worden war, wurde unter denselben Bedingungen wie die drei vorigen gehalten; das Kölbchen enthielt reines steriles Wasser (12 ccm). — Stengellänge am Ende des Versuchs: 2 cm.

5 ccm dieses Kulturwassers + 1 ccm Fehling'sche Lösung: keinen Niederschlag.

Auch dieser Versuch ist interessant, denn er zeigt zunächst, dass man sich durch ausgeschiedenen Zucker nicht täuschen lassen kann; sodann wird dadurch demonstrirt, dass die Keimpflanze ebenso wie die bei Versuch 7d im Wachsthum zurückbleibt, wenn ihr für das fehlende Endosperm kein Ersatz geschaffen wird. Die Stengellänge dieser beiden Pflanzen (7d und 7e) betrug fast übereinstimmend 2 cm gegen 7 cm derjenigen, die Stärkekleister zur Verfügung hatte.

Versuchsreihe 8.

Die vorige Versuchsreihe wurde noch einmal mit neuem Material, sonst aber genau in derselben Weise unternommen.

Die Kulturen dauerten 7 Tage 18 Stunden. Die Bedingungen der Temperatur und des Lichts waren für alle gleich.

Versuch 8a.

Eine Keimpflanze, deren Endosperm abpräparirt worden war, befand sich auf 50 ccm eines 1proc. Stärkekleisters. — Stengellänge am Ende des Versuchs: 7—8 cm. — Jodreaction der Lösung: gelbbraun.

5 ccm dieser Lösung reducirten 2,0 ccm Fehling'sche Lösung,
50 „ „ „ „ 20 „ „ „

Versuch 8b.

Keimpflanze ohne Endosperm, Schildchen mit Siccativ überzogen, befand sich auf 25 ccm eines 1proc. Stärkekleisters. — Stengellänge am Ende des Versuchs: 2,5 cm. — Jodreaction: blau.

5 ccm dieser Lösung reducirten 0,4 ccm Fehling'sche Lösung,
25 „ „ „ „ 2 „ „ „

Versuch 8c.

Keimpflanze ohne Endosperm, nur der Rand des Schildchens mit Siccativ überzogen. — Stengellänge am Ende des Versuchs: 4—5 cm. — Jodreaction: weinroth.

5 ccm dieser Lösung reducirten 1,6 ccm Fehling'sche Lösung,
25 „ „ „ „ 9 „ „ „

Versuch 8d.

Wie vorher. — Stengellänge am Ende des Versuchs: 5 cm. — Jodreaction: rothbraun.

5 ccm dieser Lösung reducirten 1,9 ccm Fehling'sche Lösung,
25 „ „ „ „ 9,5 „ „ „

Versuch 8e.

Wie vorher. — Stengellänge am Ende des Versuchs: 4,5 cm. — Jodreaction: rothbraun.

5 ccm dieser Lösung reducirten 2,5 ccm Fehling'sche Lösung,
25 „ „ „ „ 12,5 „ „ „

Die Resultate dieser Versuche sind also:

Schildchen frei im Stärkekleister : 20 ccm Fehling'sche Lösung;
Schildchen mit verschlossenem Rand: 10,3 „ „ „ (Durchschnittszahl);
Schildchen ganz verschlossen . : 2 „ „ „

Versuchsreihe 9.

[redacted]

Maltoselösung gesetzt und die Flüssigkeit in zwei Theile getheilt. Die eine Hälfte wurde aufgekocht, worauf dann beide Lösungen unter Zusatz von Chloroform drei Tage stehen blieben. Nach Entfernung des Chloroforms und Aequilibrirung ergaben beide Lösungen im Saccharimeter mit Lippich'schem Prisma einen Drehungswinkel von 7,33°.

1 ccm beider Lösungen reducirte 1,2 ccm Fehling'sche Lösung.

Darnach ist an das Wasser von den Keimpflanzen keine Glukase ausgegeben worden.

Untersucht man die Schildchen solcher in Wasser gezogener Keimpflanzen, deren Endosperm entfernt worden ist, so findet man, dass zunächst die transitorische Stärke, und zwar verhältnissmässig schnell verschwindet; dann werden die Zellen allmählich arm an protoplasmatischen Stoffen; dagegen schwindet das Fett nur sehr langsam. Es ist möglich, dass hier eine beständige Neubildung von Fett auf Kosten der Kohlenhydrate erfolgt, wodurch die Pflanze im Gewebe Sauerstoff gewinnen würde. Dieser Gedanke liegt deswegen nahe, weil die Schildchen bei unseren Versuchen sich ganz in der Flüssigkeit befanden.

Solche entleerten Schildchen vermögen übrigens viel weniger Diastase abzuscheiden als solche, welche frisch präparirt sind.

Präparation im absolut sterilen Raum.

Trotzdem ich mit allen Vorsichtsmassregeln gearbeitet habe, sind doch verschiedene Kulturen misslungen; diese habe ich unter den vorstehenden Versuchsreihen nicht aufgeführt. Nur diejenigen habe ich erwähnt, bei denen die Kulturflüssigkeit klar geblieben war, in der sich unter dem Mikroskop keine Bakterien gezeigt hatten.

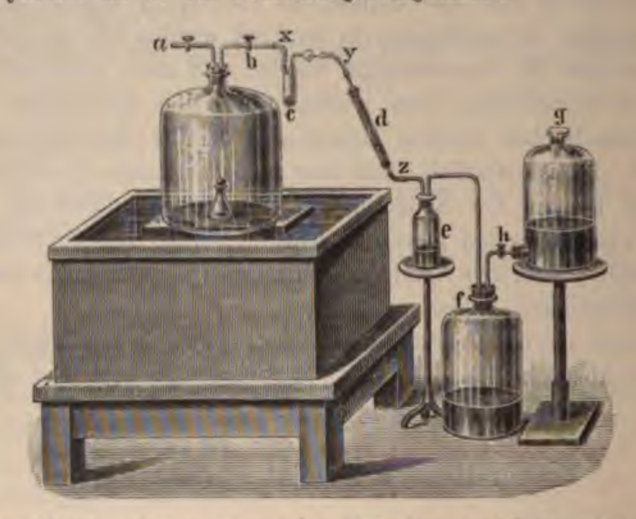
Ich unternahm es nun, die Sterilisation weiter durchzuführen und dann die Kulturflüssigkeit mit Hilfe der Plattenkultur[1]) auf Bakterien zu prüfen.

Der Apparat mit absolut sterilem Präparirraum.

Als Präparirraum benutzte ich eine grosse Glasglocke, welche eine Höhe von 65 cm und einen Durchmesser von 35 cm hatte.

1) S. d. C. Flügge, Die Mikroorganismen, p. 654.

Dieselbe wurde durch Sublimatwasser 1 : 1000 abgeschlossen. Als Behälter des letzteren diente eine grosse Wanne von 80 cm Länge, 40 cm Höhe und 50 cm Tiefe. Als Stütze für die Glocke dienten zunächst zwei grosse, starke Glascylinder, die in der Mitte der Wanne aufgestellt wurden und über welche eine Spiegelglasplatte zu liegen kam; auf dieser stand die eine Hälfte der Glocke. Damit dieselbe nun nicht vorn überkippen konnte, wurde noch in der Wanne ein dritter Cylinder mit einer kleineren Glasplatte aufgestellt, auf welcher der vordere Rand der Glocke ruhte. Dieser dritte Cylinder ist in der Zeichnung fortgelassen.



Die Glocke hatte oben einen Tubus, welcher mit zweifach durchbohrtem Gummistopfen verschlossen wurde. Durch die eine Oeffnung führte das mit einem Hahn versehene Glasrohr *a*.

Der Gummistopfen wurde mit 1proc. Sublimatwasser sterilisirt und noch feucht luftdicht aufgesetzt. Durch die andere Oeffnung führte das Glasrohr *b*, welches mit der kleinen Schwefelsäureflasche *c* verbunden wurde. Die letztere stand mit der Chlorcalciumröhre *d* in Verbindung, welche mit Salicylwatte vollgestopft war. Die Röhre führte zu der grösseren Schwefelsäureflasche *e*. Aus dieser tritt ein Glasrohr hinaus, welches in eine grosse Sammelflasche *f* mündet. Dieselbe wird durch das mit einem Hahn versehene Rohr *h* aus der Flasche *g* gespeist.

Durch Oeffnen des Hahnes *h* kann man das mit Schwefelsäure angesäuerte Wasser aus der Flasche *g* in die Flasche *f* tropfenweise einfliessen lassen, wodurch die Luft aus dieser langsam durch die

grosse Schwefelsäureflasche, durch die Salicylwatte und die kleine Schwefelsäureflasche in die Glocke gelangt. Die einzelnen Stücke des Apparates *c*, *d* und *e* sind durch dickwandige Gummischläuche bei *x*, *y* und *z* zusammengefügt. Dieselben wurden da, wo sie aufsassen, mit Draht zusammengeschnürt.

Um den Weg von der Schwefelsäureflasche *e* bis zur Glocke luftdicht abzuschiessen, wurden noch zur Sicherheit die Verbindungsstellen mit Goldsize überzogen. Es versteht sich von selbst, dass alle Verbindungsstücke vor der Zusammensetzung gut gereinigt und sterilisirt worden waren.

Auf der Spiegelglasplatte wurde nun ein Tischchen, auf welchem die Kulturen zu stehen kommen sollten, aufgestellt. Dasselbe bestand aus zwei Glasschalen, über welche eine halbkreisförmige Glasplatte von 34 cm Durchmesser gelegt wurde. Der vordere, frei gelassene Raum der Glocke diente als Präparirraum.

Um den Apparat zweckentsprechend fertig zu stellen, wurde der Hahn bei *b* geschlossen und der bei *a* geöffnet. Das letztere Ansatzrohr wurde mit einer Luftpumpe in Verbindung gesetzt und die Glocke luftleer gemacht. Dadurch stieg das Sublimatwasser aus der Wanne in die Glocke hinein. Durch Nachfüllen von Sublimatwasser wurde auf diese Weise die ganze Glocke mit der Flüssigkeit angefüllt. Nun wurde der Hahn *a* geschlossen und der Hahn *b* vorsichtig geöffnet, wodurch die Luft durch den sterilen Weg *e*—*d*—*c* langsam in die Glocke einströmte. Die Füllung der Glocke beanspruchte mehrere Tage und wurde noch einmal wiederholt, wobei die Führung des Hahnes *b* nach dem letzten Oeffnen mit Goldsize überzogen wurde.

Zur bequemeren Ausführung der Präparation war es noch nöthig, den Wasserspiegel in der Glocke bis ganz zum Rande zu senken. Dies geschah dadurch, dass aus der Flasche *g* durch den Hahn *h* Wasser tropfenweise in die Flasche *f* eingelassen wurde. Auf diese Weise konnte auch von Zeit zu Zeit die Luft in der Glocke erneuert werden.

Die Ausführung der Präparation.

Um in dem sterilen Raum unter der Glocke reines Wasser zu haben, wurde auf den Erlenmeier'schen Kölbchen, nachdem diese mit ihrem Inhalt sterilisirt worden waren, der Wattepfropf angezündet und dieser dann mit Fliesspapier bedeckt, welches mit

Sublimatwasser durchtränkt worden war. Darauf wurde eine Glasplatte gelegt und diese fest angedrückt; das Kölbchen wurde so in das Sublimatwasser der Wanne getaucht und unter dem Rand der Glocke vorbei schnell in den Präparirraum gebracht. Hier wurde — natürlich ohne dass die Glocke je gehoben wurde — die Glasplatte, das Filtrirpapier und der Wattepfropf entfernt. Nachdem ein Theil des Wassers abgegossen worden war, wurde das Kölbchen auf dem oben erwähnten Tisch aufgestellt. Auf diese Weise wurde immer ein Vorrath von reinem sterilen Wasser in dem Präparirraum in Bereitschaft gehalten.

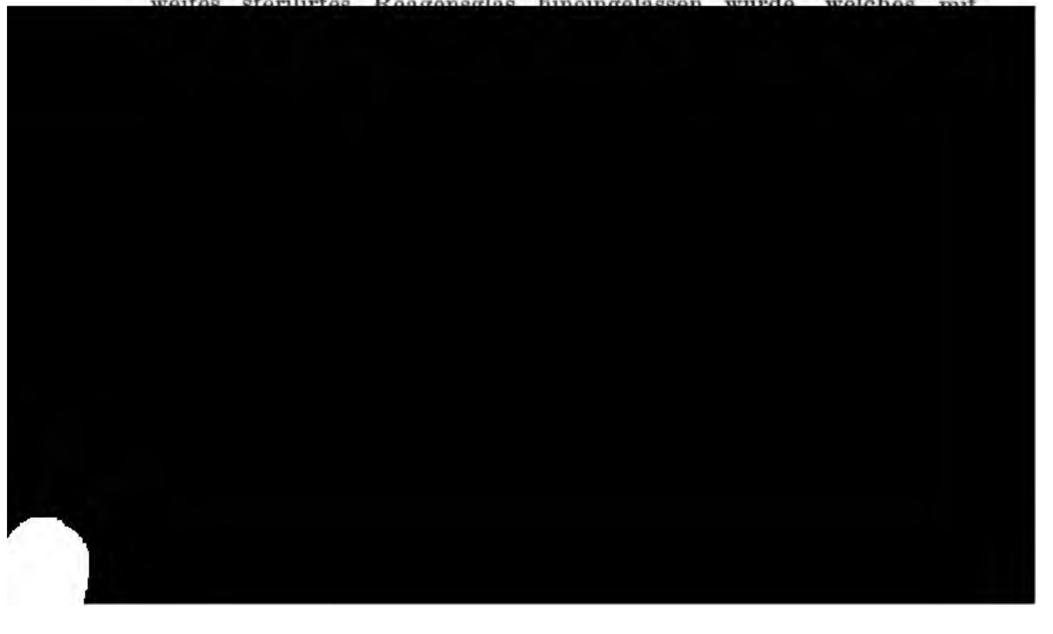
In gleicher Weise wurden auch die Kolben mit sterilem Stärkekleister in den Präparirraum hineingebracht.

Versuchsreihe II.

Versuch 11a.

Eine Anzahl Maiskörner wurden in einer Glasschale in das Sublimatwasser der Wanne getaucht und in demselben 20 Minuten gehalten, worauf sie in dem Präparirraum mit reinem sterilen Wasser abgespült wurden. Sie blieben nun sieben Tage halbbedeckt im Wasser liegen.

Von den ausgekeimten Körnern wurden die Endosperme unter der Glocke abpräparirt, die Pflanzen mit reinem Wasser abgespült und zwei Kulturen mit je einer Keimpflanze angesetzt. Nach 13 Tagen wurden zwei Reagensgläser mit Nährgelatine in den Präparirraum gebracht. Dies wurde in der Weise bewerkstelligt, dass je eins derselben nach dem Abbrennen der Watte in ein [redacted]



(mit dem Endosperm) gleichzeitig mit der ersteren auf Stärkekleister. Die drei Kulturen blieben im ganzen 14 Tage stehen.

Die Plattenkultur zeigte keine Bakterien; alle Platten blieben genau so wie die oberste völlig klar.

Damit ist der Beweis geliefert, das meine Kulturen bakterienfrei waren.

Eine Zuckeruntersuchung war eigentlich nicht nöthig, denn schon mit blossem Auge war zu erkennen, dass in der Lösung der ersten Kultur — Keimpflanze 14 Tage in Stärkekleister — ein Stärkeumsatz erfolgt war. Weniger war dies der Fall bei der zweiten Kultur — Keimpflanze sieben Tage in Wasser, sieben Tage in Stärkekleister —, und bei der dritten Kultur — intacte Keimpflanze 14 Tage in Stärkekleister — war die Flüssigkeit, wie es schien, unverändert geblieben.

Kulturflüssigkeit I:

1 ccm reducirte 0,9 ccm Fehling'sche Lösung.
21 „ reducirten 18,9 „ „ „

Kulturflüssigkeit II:

1 ccm reducirte 0,2 ccm Fehling'sche Lösung.
22 „ reducirten 4,4 „ „ „

Kulturflüssigkeit III:

Die Lösung reducirte nur eine Spur.

In dem Schildchen der Keimpflanze aus der ersten Kultur [redacted]

Dies zeigte sich auch in dem Schildchen der Keimpflanze aus der zweiten Kultur; in den Zellen war spärlich transitorische Stärke und reducirender Zucker vorhanden.

Die Stengel beider Objecte waren 5—6 cm lang, aber derjenige der ersteren Keimpflanze war bei weitem stärker und kräftiger als wie der der anderen. Die intacte Keimpflanze der dritten Kultur war nur wenig gewachsen, da sie gänzlich in den Stärkekleister zu liegen kam. Es sollte an ihr nur gezeigt werden, dass nicht etwa die übrigen Theile den Stärkeumsatz bewirkten.

Wenn wir die einzelnen Versuchsreihen durchmustern, so bedarf es kaum einer weiteren Auseinandersetzung, um das Resultat auszusprechen. Die erhaltenen Zahlen liefern in jeder Reihe immer dasselbe Ergebniss[1]).

Hinsichtlich der Sterilisation will ich noch bemerken, dass es am vortheilhaftesten ist, das Sublimatbad nach mehreren Zeitabschnitten wiederholt anzuwenden, wobei das erste Bad die längste, und das letzte Bad die kürzeste Dauer haben kann. Wendet man

---

1) Ich möchte hier noch bemerken, dass ich immer nur die Resultate einer Versuchsreihe, in welcher die Bedingungen für die Enzymwirkungen gleich gehalten wurden, miteinander verglichen habe. Der vorurtheilsfreie Leser wird dies auch bei meiner ersten Arbeit: „Ueber das Verhalten des diastatischen Enzyms in der Keimpflanze" l. c. leicht herausfinden. Auf die anderen Angriffe, die Linz wahrscheinlich „auf Veranlassung" unternommen hat, einzugehen, fühle ich keine Veranlassung, da diese Angriffe schon nicht mehr objectiv gehalten sind. Als Beispiel führe ich Folgendes an: Linz schreibt (Beiträge zur Physiologie der Keimung von *Zea Mais*, Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXIX, Heft II, p. 269): „. . . mit verdünntem Glycerin aus, das nach ihm Maltose (?) und Gerbstoff schwer aus dem Gewebe lösen soll." Die Stelle, welche sich in meiner Arbeit (l. c., p. 381) darauf bezieht, lautet: „Wie die Maltose verhalten sich auch die Gerbstoffe, welche sich in concentrirtem Glycerin schwer lösen; so zeigen z. B. Schnitte selbst nach längerem Liegen in Glycerin noch die Gerbstoffreaction." Ich habe ferner den Extract stets vorher auf Maltose geprüft und bei Anwendung von verdünntem Glycerin die gelöste Menge Maltose immer in Rechnung gezogen; z. B. findet sich auf p. 427 l. c. angegeben: „und nachdem eine 20procentige Glycerinlösung zugesetzt war, blieben die Mischungen eine gleiche Zeit hindurch stehen u. s. w. Die Kotyledonen, welche von den trocknen Samenkörnern stammten, lieferten: 0,016 g CuO für Diastase, 0,031 g CuO für Glykose. Die Kotyledonen, welche mit der Plumula 48 Stunden in Berührung waren, lieferten: 0,081 g CuO für Diastase, 0,015 g CuO für Glykose." Es dürfte wohl ohne weitere Auseinandersetzung ersichtlich sein, dass die Zahlen 0,031 g CuO und 0,015 g CuO für die in dem verdünntem Glycerin gelösten Maltosemengen gelten (oder eigentlich für den direct reducirbaren Zucker, weshalb ich die Bezeichnung Glykose wählte). Die Mengen wurden in Abzug gebracht, so dass also als Diastasewirkung + gelöste Zuckermengen die Zahlen 0,047 g CuO und 0,096 g CuO gefunden wurden.

nur eine einmalige Behandlung mit Sublimatwasser an, so können unter Umständen selbst nach $^3/_4$ Stunden die Objecte noch nicht steril sein. Ausserdem leidet nun die Keimkraft. So waren z. B. in der Versuchsreihe 2 nur noch 15 % Körner ausgekeimt, bei Versuch 11b dagegen fast alle. Danach ist anzunehmen, dass gewisse Sporen äusserst widerstandsfähig sind, und erst wenn diese ausgekeimt sind, gelingt die Sterilisation.

Resultat.

Keimpflanzen, denen man das Endosperm genommen hat, vermögen ohne Gegenwart von Bakterien sich auf Stärkekleister zu ernähren, welcher dabei verzuckert wird.

Die vorstehende Arbeit wurde im botanischen Institut der landwirthschaftlichen Hochschule ausgeführt, und ich entledige mich der angenehmen Pflicht, Herrn Prof. Dr. Kny für die mir ertheilten Rathschläge sowie für die mir in reichlichem Maasse zur Verfügung gestellten Mittel meinen herzlichsten Dank auszusprechen.



Die Beeinflussung des Wachsthums einiger Pilze durch chemische Reize.

Von

Herbert Maule Richards.

Ueber gewisse Metallsalze und einige organische Verbindungen (Alkaloide etc.) existiren Angaben, wonach dieselben auf das Wachsthum von Pilzen in grösseren Quantitäten mehr oder weniger giftig wirken, in geringeren Mengen dagegen als Reizmittel eine Beschleunigung desselben herbeiführen. In Pfeffer's[1]) „Election organischer Nährstoffe" findet man in einer Anmerkung den Satz: In der Regulation der Thätigkeit spielen chemische Reize sicherlich eine sehr ausgedehnte Rolle. Es bezieht sich dies auf die Beobachtungen Raulin's[2]), der in seinen zahlreichen Versuchen über die für das Wachsthum der Pilze geeignetsten Nährsubstanzen fand, dass Zinksulfat die Mycelentwickelung von *Aspergillus niger* beschleunigt. Raulin schloss hieraus, dass Zinksalze für das normale Wachsthum der Pilze unerlässlich seien. Weiterhin kam er zu dem Resultat, dass Silicium in gleichem Sinne nothwendig sei. Dass ein Nährboden von einer derartig complicirten Zusammensetzung ein nothwendiges Erforderniss sein sollte, kann gegenwärtig kaum zugestanden werden. Obwohl die Gegenwart gewisser Metallsalze zweifellos dem Wachsthum der Pilze förderlich ist, so bleibt es doch eine offene Frage, wie aus obigem Citat zu ersehen ist, ob die Wachsthumssteigerung nicht eher chemischen Reizwirkungen zuzuschreiben ist, als dem normalen Einfluss dieser Salze im Stoffwechsel der Pilze. Im Anschluss an die Versuche, die in den angefügten Tabellen zusammengestellt sind, soll hier versucht werden, der erwähnten Frage näher zu treten. —

1) Pringsheim's Jahrbücher, Bd. XXVIII, 1895, p. 238.

2) Études chimiques sur la Vegetation. Ann. d. sc. nat. Bot., Ser. V, Tome XI, 1869, p. 91.

Trotz zahlreicher, neuerer Arbeiten über die für das Wachsthum der Pilze nothwendigen Substanzen giebt es verhältnissmässig wenige Untersuchungen, welche die Wirkung überflüssiger oder sogar schädlicher Agentien in das Auge fassen. Molisch[1]) und Benecke[2]) haben durch sorgfältige Versuchsanstellung gezeigt, dass eine geringe Quantität Eisen unerlässlich und dasselbe nur innerhalb sehr enger Grenzen durch andere Metalle ersetzbar ist. Die Mengen, mit denen sie operirten, waren nur geringe, und bei Beiden finden sich keine Angaben über Versuche, bei denen Eisensalze im Ueberfluss verwendet worden wären.

In den vorliegenden Untersuchungen handelt es sich darum, die Wirkung grösserer und kleinerer Quantitäten von Eisensulfat, Zink-, Kobalt-, Nickel-, Mangansalzen und einiger anderer Substanzen festzustellen.

Die von anderen Autoren behandelte Frage, ob im Stoffwechsel der Pilze ein Element ein anderes partiell zu ersetzen vermöge, ist hier ausser Acht gelassen. Im Folgenden sollte nur die Wirkung gewisser Substanzen festgestellt werden, die innerhalb einer Nährlösung geboten wurden, welche nach der gegenwärtigen Ansicht dem Pilz alle Stoffe lieferte, soweit sie für das Optimum seines Wachsthums nöthig waren. Die verschiedenen hierzu nothwendigen Nährsubstanzen wurden gewöhnlich in Verhältnissen angewendet, wie sie von Pfeffer[3]) in seiner bereits citirten Arbeit angegeben werden. Kalium-, Magnesium-, Eisen-, Phosphor-, Schwefel- und Stickstoff-Verbindungen nebst einem organischen Salz kamen in Mengen zur Verwendung, welche die günstigste Mycelentwickelung hervorrufen mussten. Selbstverständlich verwerthete man möglichst rein dargestellte Substanzen und benutzte ferner doppelt destillirtes Wasser, das beim Verdampfen keinen Rückstand hinterliess. Die als chemisch rein bezogenen Substanzen wurden zwei- oder dreimal umkrystallisirt, eben dieselbe Behandlung erfuhr der als beste Qualität beschaffte Rohrzucker, so dass eine im Polarisationsapparate untersuchte Probe in der That 100 % anzeigte. Soweit möglich, erstreckte sich das Umkrystallisiren auch auf die zu verwendenden organischen Verbindungen, mochten sie auch als „purissimum“ signirt sein. Das für

1) Die Pflanze in ihren Beziehungen zum Eisen. Jena 1892. — Die mineralische Nahrung der niederen Pilze. Sitzungsber. d. Wiener Akad., October 1894.

2) Die zur Ernährung der Schimmelpilze nothwendigen Metalle. Pringsheim's Jahrb., Bd. XXVII, 1895, p. 487.

3) l. c.

einige Nährlösungen gebrauchte Glycerin (reinste Qualität von Merck) wurde nicht umdestillirt.

Wenn es auch wünschenswerth ist, die Materialien möglichst rein zu verwenden und sie sorgfältig vor äusseren Verunreinigungen zu bewahren, so waren doch für unsere Zwecke die angewendeten Vorsichtsmassregeln ausreichend. Ein wenig Eisen war ohnehin allgemein nothwendig, musste aber natürlich in so geringer Menge geboten sein, dass die Reizwirkung anderer Körper zur Geltung kommen konnte. Von der beträchtlichen Anzahl angewendeter Nährlösungen enthielten alle: saures phosphorsaures Kalium, Magnesiumsulfat und eine Spur Eisensulfat, während als Stickstoffquelle entweder Ammoniumnitrat oder, allerdings seltener, Asparagin fungirte. Auch das sehr schwer genügend rein zu erhaltende Pepton fand spärliche Verwendung. Die verschiedenen, weiter unten angegebenen Lösungen sind mit Buchstaben bezeichnet, unter welchen sie im Text und in den Tabellen citirt sind.

Lösung A.

KH_2PO_4	0,50 g,
$MgSO_4$	0,25 g,
NH_4NO_3	1,00 g,
$FeSO_4$	Spuren,
Zucker	5,00 g,
Wasser	100 ccm.

Lösung B.

Wie Lösung A, jedoch ohne Zucker, dagegen
+ Glycerin . . . . 5,00 g.

Lösung C.

Wie Lösung A, jedoch ohne NH_4NO_3, dagegen
+ Asparagin . . . . 0,5 g.

Lösung D.

Wie Lösung A, jedoch ohne NH_4NO_3 und ohne Zucker, dagegen
+ Glycerin . . . . 5,00 g,
+ Asparagin . . . . 0,50 g.

Lösung E.

Wie Lösung A, jedoch mit
KH_2PO_4 . . . . 0,05 g,
KNO_3, als Kaliumquelle . . . . 0,40 g.

Lösung F.

Wie Lösung E, jedoch ohne Zucker, dagegen
+ Glycerin . . . . 5,00 g.

Lösung G.

Wie Lösung E, jedoch ohne NH_4NO_3 und KNO_3, dagegen
+ K_2SO_4 . . . . 0,40 g,
+ Asparagin . . . . 0,50 g.

Lösung H.

Wie Lösung G, jedoch ohne Zucker, dagegen
+ Glycerin . . . . 5,00 g.

Lösung J.

Wie Lösung A, jedoch ohne NH_4NO_3, dagegen
+ Pepton . . . . 1,00 g.

Lösung K.

Wie Lösung A, jedoch ohne Zucker und NH_4NO_3, dagegen
+ Glycerin . . . . 5,00 g,
+ Pepton . . . . 1,00 g.



pfropfen versehen und dann sterilisirt. Alle zur Versuchsanstellung nöthigen sonstigen Utensilien wurden ebenso sorgfältig in gleicher Weise gereinigt. Für jede Kultur waren 50 ccm der Nährlösung bestimmt, denen die Substanz, deren Wirkung beobachtet werden sollte, in gelöster Form hinzugefügt wurde. Die Concentration dieser hinzuzufügenden Lösung war derartig, dass nie mehr als 2 ccm zu dem vorliegenden Zweck erforderlich waren, jedenfalls eine Quantität, die bezüglich der procentischen Zusammensetzung der Gesammtlösung das Concentrationsverhältniss nicht wesentlich veränderte. In den wenigen Fällen, in denen eine concentrirtere Lösung, 0,25—1 %, nöthig war, erwies es sich am vortheilhaftesten, die hinzuzufügenden Substanzen abzuwägen, um übermässigen Wasserzusatz zur Kultur zu vermeiden. Mit Ausnahme von Eisensulfat, das einen Zusatz zu jeder Lösung bildete, wurde bei Verwendung eines Salzes, welches die Entstehung eines unlöslichen Phosphates verursacht hätte, jedesmal der Betrag an saurem Kaliumphosphat reducirt, so dass das Salz gelöst blieb und zu voller Wirkung kam. In solchen Fällen betrug die Menge des KH_2PO_4 in der Lösung nur 0,5 g pro Mille, wobei das Deficit an Kalium durch Kaliumsulfat oder Kaliumnitrat gedeckt wurde. Es konnte jedoch beobachtet werden, dass auch ohne diese Vorsichtsmassregel, sogar wenn Alles oder fast Alles, Kobalt, Nickel oder was sonst beigegeben war, gefällt wurde, die charakteristischen Wirkungen in der Pilzkultur auftraten. Thatsächlich war nach einer Woche der phosphorsaure Niederschlag fast immer vollständig gelöst.

Ein einmaliges kurzes Sterilisiren ist, ausser für die wenigen mit Pepton als Stickstoffquelle angesetzten Kulturen, genügend. Es wurde dann mittelst weniger, eine grosse Sporenmenge enthaltender Tropfen Wassers, mit Hilfe einer Pipette geimpft, wobei die zugesetzte Sporenmenge so beträchtlich war, dass in fast allen Fällen das Mycel sich sogleich als ein feines Häutchen auf der Flüssigkeitsoberfläche entwickelte.

Die in Frage kommenden Pilzspecies sind dieselben, wie sie andere Autoren zu ähnlichen Zwecken verwendet haben — *Aspergillus niger*, *Penicillium glaucum*, *Botrytis cinerea*. Ersterer fand die Hauptverwendung, die beiden letzteren dienten nur in ein oder zwei Serien den Versuchszwecken. Die *Aspergillus*-Kulturen sind bei constanter Temperatur von 30° C. gezüchtet worden, und es konnte hierbei 12 oder 13 Stunden nach der Aussaat makroskopisch bereits die Auskeimung beobachtet werden. Reife Conidien er-

schienen in zwei oder drei Tagen, und sechs oder acht Tage nach der Aussaat erfolgte die Einerntung der Pilze. *Penicillium* entwickelte sich bei einer Temperatur von 24° C. viel langsamer, auch wurden diese Kulturen gewöhnlich erst nach ungefähr zwei Wochen eingeerntet.

Als massgebend für die zu ziehenden Schlussfolgerungen wurde das Trockengewicht der Mycelmasse angesehen, wie dieses sich unter den verschiedenen Versuchsbedingungen ergeben hatte. Bestimmt wurde das Gewicht der Pilzdecke auf einem gewogenen Filter, nachdem vorher auf demselben eine sorgfältige Auswaschung mit destillirtem Wasser erfolgt und das Ganze bei 100° C. getrocknet worden war.

Obgleich der Hauptpunkt der hier zu erörternden Frage sich auf den Einfluss gewisser Substanzen auf den Wachsthumsertrag von Pilzen bezieht, so mögen doch vorher einige interessante Thatsachen hinsichtlich der Keimung und Fructification der Pilze unter den vorliegenden Bedingungen als erwähnenswerth angeführt werden. Auf den am Schluss der Arbeit befindlichen Tabellen sind die hierbei eine Rolle spielenden Beobachtungen absichtlich als unwesentlich und verwirrend für die Hauptfragestellung unvermerkt geblieben (Serie A—H). In den Tabellen I—IX sind einige besonders ausgewählte Kulturserien dargestellt, welche im Allgemeinen die Wirkung der Versuchsstoffe bezüglich der Keimung und Sporenbildung befriedigend illustriren. Es konnte bei Gegenwart von Zink und einiger anderer der angewendeten Metallsalze und organischen Verbindungen ein merkbarer Effect auf die Keimungsdauer nicht constatirt werden, es sei denn, dass dieselben in Quantitäten zugesetzt wurden, in denen sie absolut giftig wirken. Wenigstens ergab sich dieses Resultat aus der etwas primitiven Methode: durch makroskopische Vergleichung der keimenden Kulturen, ein Verfahren, welches das Ergebniss nicht sehr genau erscheinen lässt.

Wenn überhaupt von einem Effect gesprochen werden kann, so war vielleicht eine geringe Retardation in der Entwickelung jener die Versuchsstoffe enthaltenden Kulturen zu bemerken.

Hinsichtlich der Conidienbildung ist jedoch das Vorhandensein einiger Reizmittel von merklichem Einfluss gewesen. Vor Allem, wenn dem Pilz reichlich Nährstoffe zur Verfügung stehen, verzögern

einige jener Stoffe, die auf die Mycelentwickelung beschleunigend wirken, die Production und die Reifung der Conidien. Mit so wirksamen Reizmitteln, als es z. B. Zinksalze in einer nur 0,002 proc. Lösung sind, reifen die Conidien zwei Tage später als in den zinkfreien Kulturen; mit 0,016 proc. Lösung unterblieb die Conidienbildung (Versuch I). Dies gilt für *Penicillium* ebenso wie für *Aspergillus*. Bei weniger intensiv wirkenden Substanzen, z. B. bei Eisensalzen, tritt die Verzögerung bei 0,016 proc. Lösung ein, während dann bei 0,13 % Sporenproduction nicht stattfindet (Versuch V). Einige der organischen Verbindungen, die in noch geringerem Maasse als Reizmittel wirken, z. B. Morphium oder Amygdalin, schienen erst bei einer 0,33 proc. Lösung einen schädlichen Einfluss auf Conidienbildung auszuüben. Hierbei muss bemerkt werden, dass in fast allen diesen Fällen, in denen die Conidienproduction gehindert war, das Mycelium eine beträchtliche Entwickelung zeigte.

Glycerin als Nährstoff ist auf die Sporenreife ohne Effect, die Conidien reifen in der That alle zu gleicher Zeit.

In den mit Zinksalzen versetzten Kulturen wird auch das Aussehen des Myceliums und der Sporen beeinflusst. *Aspergillus niger* producirt um so hellere Conidien (manchmal fast gelb aussehend), je mehr der Procentgehalt an Metall steigt. Ist Fluor oder Silicium gegenwärtig, so haben die Hyphen entschieden die Neigung, zur Ascusbildung zu schreiten.

Wird Nickel, Kobalt oder Eisen im Ueberfluss geboten, so erscheinen Conidien von tief schwarzer Farbe. Auf den Farbenwechsel der Nährflüssigkeit in jenen Kulturen, die Metallsalze enthalten, haben schon frühere Autoren aufmerksam gemacht. Bei Gegenwart von Zink wird die betreffende Flüssigkeit gewöhnlich gelb, und bei übermässigem Zusatz von Eisen nehmen sowohl Hyphen als Kulturflüssigkeit ein tiefes Rothbraun an.

Wir kommen jetzt zur Erörterung der Hauptfrage, inwiefern die zu den Versuchen verwendeten Salze und Substanzen den Ertrag der Pilzernte beeinflussen, im Vergleich zu normalen Controlkulturen, die unter sonst gleichen Bedingungen und in derselben Zeit sich entwickelten. Dass Zink, Mangansalze etc. eine Wachsthumssteigerung verursachen, ist schon erwähnt worden, und ganz abgesehen vom Aussehen des Mycels, das unter solchen Bedingungen als abnorm anzusehen ist, berechtigen andere Gründe

zu dem Schluss, dass die vermehrte Wachsthumsthätigkeit als eine Reaction auf eine Reizwirkung zu betrachten ist. Ferner lässt die aus den angeführten Tabellen hervorgehende Thatsache, dass verschiedene Stoffe Pilze zu ungewöhnlichem Wachsthum anzuregen vermögen, darauf schliessen, dass keiner von diesen als Nährstoff für den betreffenden Pilz nothwendig ist.

Gegen Zink erwiesen sich die untersuchten Pilzformen empfindlicher als gegen andere Versuchsstoffe. Sogar der geringe Procentsatz von 0,0005 Zinksulfat innerhalb der Nährlösung war ausreichend, um eine sehr beträchtliche Gewichtszunahme der Ernte zu verursachen (Serie A), während bei Steigerung des Procentgehaltes bis 0,002 % das Mycelgewicht zweimal oder mehrfach höher als in den Controlkulturen ausfiel. Die optimale Concentration scheint zwischen 0,002 % und 0,004 % zu liegen, obgleich bei 0,008 % nur eine geringe Verminderung und hier und da eine schwache Zunahme der Ernte gefunden wurde. Ein höherer Concentrationsgrad bewirkt gewöhnlich eine deutliche Gewichtsabnahme des Mycels, und das Wachsthum desselben wird offenbar erheblich gehemmt. Höhere Procente wie 0,05 oder 0,075 an Zinksulfat wirken entschieden giftig, obgleich allerdings in einigen Fällen überraschender Weise in einer 0,2 proc. Lösung ein Mycelgewicht erhalten wurde, das dem in der Controlkultur gleichkam, wenn Ersteres sich auch langsamer entwickelt hatte. Alle diese Beobachtungen beziehen sich nur auf Zuckerlösung; auf einem schlechteren Nährboden, z. B. bei Glycerinzusatz entwickelt sich das Mycel zwar langsamer, doch ist das Verhältniss der Wachsthumssteigerung bei Zinkgegenwart fast das gleiche. Von dem Unterschied, wie er bei der Conidienbildung zu Tage tritt, ist schon gesprochen worden. Die Substitution von Asparagin als Stickstoffquelle ändert den durch Zink bewirkten Allgemeineffect keineswegs. In einem Falle (Versuch 10) war das Zunahmeverhältniss etwas höher, in zwei anderen jedoch, wo die eine Kultur mit Zucker, die andere mit Glycerin angesetzt wurde, war dasselbe das gewöhnliche. In den wenigen mit Pepton als Stickstoffquelle versetzten Kulturen ergab sich, wie zu erwarten war, ein sehr grosser Ernteertrag, dagegen war der Unterschied zwischen den beiden mit und ohne Zink gewachsenen Pilzmycelien sehr unerheblich (Versuch 13, 14). Möglicher Weise war das Pepton nicht vollständig rein, so dass vielleicht auch ohne die Hinzufügung von Zink der Pilz zu der maximalen Wachsthumsthätigkeit angeregt wurde.

Die Versuche mit Pepton sind deswegen beachtenswerth, weil ein ähnlicher Umstand später bei Besprechung einiger Kulturen, in denen Eisen im Ueberfluss geboten wurde, erörtert werden soll.

In einer Versuchsserie, in welcher ein schlechterer Nährstoff als Glycerin, nämlich essigsaures Natron verwendet wurde, war das Wachsthum als sehr langsam und sehr mässig zu bezeichnen. Nichtsdestoweniger liess sich in den Kulturen, welche 0,004 % oder 0,008 % Zinksulfat enthielten, eine gewisse Steigerung constatiren; die anderen Serien zeigten, mit der Controlkultur verglichen, keine Differenz. Mit einem so geringen maximalen Wachsthumsergebniss von nur 55 mg kann man sich wohl kaum auf diese Serie allzusehr stützen. Wäre es möglich gewesen die Kulturen für eine längere Periode zu unterhalten, so könnten vielleicht die Resultate prägnanter gewesen sein, leider mussten die Versuche in jener Zeit abgebrochen werden. Auf zwei andere zu derselben Zeit untersuchte und etwas befriedigender entwickelte Kulturen, in denen statt Zinksulfat ein Ueberschuss von Eisensulfat geboten war, werden wir später noch zurückkommen. Vorher mögen noch zwei Versuchsserien mit *Botrytis cinerea* Erwähnung finden, zu denen die gewöhnliche mit den üblichen Procentsätzen an Zinksulfat versetzte Zuckerlösung (Lösung A) Verwendung fand. Hierbei war die Pilzentwickelung eine sehr langsame und kaum als normal anzusehen. Die Hyphen zeigten Neigung zur Bildung von sklerotienähnlichen Gebilden; es kam nämlich nicht zur vollen Entwickelung der Sklerotien, sondern es erschienen an deren Stelle nur weisse, mehr oder weniger flockige Massen. Conidienträger entwickelten sich nur sehr wenige oder gar keine.

Das Zink übt also eine auffällige beschleunigende Wirkung aus, die bei maximaler Reizwirkung sowohl bei *Aspergillus*, als bei *Penicillium* das Erntegewicht etwa auf das Doppelte steigert. Einmal wurde sogar das vierfache Erntegewicht erhalten.

In den beiden mit *Botrytis* angesetzten Serien war das Erntegewicht vervierfacht. Allerdings muss von einer Verallgemeinerung der Resultate aus diesen wenigen mit *Botrytis* angestellten Versuchen abgesehen werden.

Da das Zink, welches gewöhnlich den Pilzen nicht zur Verfügung steht, eine sehr beträchtliche Wachsthumssteigerung verursacht, so war es wichtig zu eruiren, ob gewisse Metallsalze,

welche für Pilze unbedingt nothwendig sind, nicht ausserdem entsprechende Reactionen bewirken, sofern sie im Ueberschuss geboten werden.

In der That konnte solches für Eisen constatirt werden, von dem, nach der Erfahrung verschiedener Autoren, sehr kleine Mengen unbedingt nothwendig sind. In unseren Kulturen wurden die Mengen an Eisensulfat bis zu 0,2 % erhöht, wie aus den mit + $FeSO_4$ überschriebenen Tabellen ersichtlich ist. Aus diesen (Serie B) ist auch zu ersehen, dass bei Gegenwart geringer Quantitäten von Eisensulfat, ungefähr bei 0,033 %, eine Normalernte erzielt wird, dass dagegen bei höheren Procentsätzen eine beträchtliche Erntezunahme, ebenso wie bei Zinksalzen, sich geltend macht. Hierbei kann die Differenz der Controlkulturen mehrere 100 % betragen. Augenscheinlich übt Eisensulfat nicht dieselbe Giftwirkung aus als Zinksulfat, denn gerade bei einer Concentration von 0,2 % ist im Allgemeinen keine Abnahme, sondern im Gegentheil eine entschiedene Zunahme im Ernteertrag zu verzeichnen. Eisensalze haben demnach einen Doppeleffect. Denn abgesehen davon, dass eine kleine Menge Eisen für die Pilze als Nährstoff unerlässlich ist, vermag das Eisen ausserdem noch, analog wie Zink, als Reizstoff zu wirken.

Da Eisensulfat als Reizmittel wirkt, so knüpft sich hieran die interessante Frage, ob, wenn durch einen genügend hohen Procentsatz dieses Salzes der Maximaleffect der Pilzentwickelung erreicht ist, die Hinzufügung von Zinksulfat eine weitere Steigerung des Erntegewichts erzielt. Die Versuche XV und XVI geben über diese Frage Auskunft. In den betreffenden Serien betrug die Eisensulfatmenge 0,2 %. Es wurde dann Zinksulfat in den gewöhnlichen Verhältnissen hinzugefügt, aber keine Steigerung des Erntegewichts gefunden. Mit steigendem Procentsatz findet man zugleich die Tendenz der Gewichtsabnahme, so dass hieraus ohne Weiteres hervorgeht, dass eine noch erheblichere Zinkmenge eine fernere Ernteverminderung verursacht haben würde. Es erinnert dies an die Versuche mit Pepton als Stickstoffquelle, in denen ein ähnliches Ergebniss vorlag. Die Annahme scheint hiernach berechtigt, dass das Mycel, sobald es das Maximum seiner Wachsthumsthätigkeit erreicht hat, auf weitere Reizwirkungen nicht mehr reagirt.

Für die übrigen Kulturen, in denen noch die verschiedenartigsten Substanzen Verwendung fanden, sind nur kurze Erörterungen

nöthig. Kobalt- und Nickelsalze bewirken abnorme Wachsthumserscheinungen (Serie D und E). *Aspergillus* und *Penicillium* sind für Nickelsulfat sichtlich empfindlicher als für Kobaltsulfat. Die Concentration 0,002 % stellt für Kobaltsulfat die optimale Quantität dar, während bei einem Procentsatz von 0,033 % das Ertragsgewicht ein wenig niedriger ausfiel als für die kobaltfreie Kultur. Nickel andererseits verhält sich mehr dem Eisen analog, da sein Optimum ungefähr bei 0,033 % und in einem Falle noch höher lag.

Es ist interessant, dass ein Nickelsalz so bemerkenswerthe Wirkung hat und in ziemlicher Quantität für diese Pilze nicht giftig wirkt, obgleich allgemein Nickelsalze als schädigend gelten. Das Wachsthumsverhältniss hinsichtlich der Kobaltkulturen war niedriger als 2 : 1, in den mit Nickel angesetzten dagegen betrug es 2,5 : 1 oder 3 : 1.

Silicium, welches Raulin bei seinen Versuchen ebenfalls anwandte, bewirkt eine sichere wenn auch geringe Gewichtszunahme, ebenso auch Fluor (Serie C). Beide Elemente wurden den Kulturen als Natriumsalze zugesetzt. Lithium, welches auf Pflanzen im Allgemeinen giftig wirkt, sobald es in erheblichen Mengen gegenwärtig ist, stellte sich in 1proc. Lösung als kräftiges Reizmittel heraus. In 2proc. Lösung unterblieb die Sporenreifung, in 1proc. Lösung dagegen konnte eine Zunahme von 100 % gegenüber der Controlkultur constatirt werden. Das Optimum liegt ungefähr bei 0,3 oder 0,5 %, und es stellt sich das betreffende Verhältniss wie 2 : 1. Aluminiumsulfat und Manganchlorid beeinflussen das Mycelwachsthum nur mässig. Das erstere verhält sich fast neutral, mit Manganchlorid dagegen wurde bei einer Concentration von 0,066 % ein Gewichtsüberschuss von ungefähr 50 % erzielt. Sogar in einer starken Lösung von 1—2 % hatte das Aluminiumsulfat hinsichtlich des Gewichtes des producirten Mycels keinen Effect erzielt (Versuch 66).

Zu Versuchszwecken wurden neben den Metallsalzen auch noch gewisse organische Verbindungen, Alkaloide, Glykoside etc., herangezogen (Serie G und H).

Cocaïn veranlasste, obgleich es etwas variirende Resultate lieferte, eine bestimmte Wachsthumssteigerung des Mycels, welche sich in 0,2—0,3proc. Lösungen auf 70 oder 100 % des Trockengewichtes belief. Mit *Penicillium* waren die Ergebnisse negativer als bisher, und was *Aspergillus* betrifft, so schien Cocaïnlösung bis zu 1 % fast unschädlich zu sein (Versuch 64). Morphium in

0,016 % und stärkerer Lösung erwies sich als schwaches Reizmittel, denn es wurde damit nur ein Ueberschuss von 30 % erzielt. Amygdalin dagegen zeigte besonders in Glycerinkulturen einen viel merkbareren Effect, der sich in einem Falle (Versuch 59) in einer Wachsthumssteigerung von ungefähr 50 %, in einem anderen (Versuch 60 mit Glycerin) von über 100 % documentirte.

In noch verstärkteren Lösungen (Versuch 55) war der Effect nicht auffallend, vielleicht aber wirkt Morphium doch etwas giftig. Antipyrin und Chloralhydrat erzielten keine Steigerung, und in einer Lösung von 1 % zeigten sich die Anfangssymptome ihrer gewöhnlichen Giftwirkung. Im Allgemeinen stellten sich die angewandten organischen Verbindungen nicht in dem Maasse als Reizmittel heraus wie die meisten anorganischen Salze. Da jedoch bei Gegenwart der zuerst angeführten eine befriedigende Steigerung im Ernteertrag constatirt worden ist, so kann wohl geschlossen werden, dass dieselben ebenfalls im Stande sind, das Wachsthum des Mycels zu beschleunigen.

Was die Bedeutung der durch vorstehende Versuche erzielten Thatsachen betrifft, so muss die daraus zu ziehende Folgerung von Raulin's Ansicht insoweit differiren, als es sich um den Werth des Zinks für den Pilzstoffwechsel handelt. Meiner Ansicht nach ist, wenn bei Gegenwart gewisser Substanzen bei einem Organismus ein beschleunigteres Wachsthum eingeleitet wird als in deren Abwesenheit, dies kein genügender Grund, um anzunehmen, dass einer dieser Stoffe unbedingt nothwendig sei, ebensowenig wie sich behaupten lässt, dass gewisse parasitäre Pilze, die Entwicklung von Zweigen und Blättern auf ihrer Wirthspflanze hervorrufen, eine nothwendige Rolle in der Entwicklungsgeschichte der befallenen Pflanze spielen. Ihr Eingreifen verursacht einfach eine Reizwirkung, welche die Gewebe zu abnormen Wachsthum anregt; aus dieser Volumvergrösserung der Gewebe folgt jedoch nicht, dass die Parasiten dem Wirth einen Vortheil bringen. Analog kann im vorliegenden Falle nicht geschlossen werden, dass jede das Wachsthum des Pilzmycels beschleunigende Substanz nothwendiger Weise ein im Stoffwechsel der Pilze unentbehrliches oder sogar nutzbringendes Element sei. Sind Zink-, Silicium- und andere Salze wirklich für die Ernährung von *Aspergillus* oder *Penicillium* erforderlich, so muss ohne sie eine Entwickelung unmöglich sein. Zur Genüge wurde aber constatirt,

dass die in unseren Kulturen benutzten Pilze sich normal in Lösungen entwickeln, die nur Kalium, Magnesium, Eisen, Phosphor, Schwefel, Stickstoff und eine organische Substanz enthalten. Im Anschluss hieran taucht nunmehr die Frage auf, ob Erscheinungen, wie sie bei Gegenwart der hinzugesetzten anorganischen und organischen Verbindungen festgestellt wurden, nicht als abnorm anzusehen sind. Allgemein ist zuzugeben, dass bei vollständiger Entziehung eines der nothwendigen Elemente das Wachsthum der Pilze (z. B. von *Aspergillus* oder *Penicillium*) aufhört oder so beschränkt wird, dass es nicht in die Augen fällt. Dagegen ist nicht erwiesen, dass die Abwesenheit von Zink, Mangan, Nickel, Kobalt etc. die Mycelentwickelung und die Conidienbildung verhindere.

Die fraglichen Substanzen machen ihre Wirkung insofern geltend, als sie entweder giftig wirken oder das Mycel zu maximaler Wachsthumsthätigkeit zwingen. Es geht dies aus den Versuchen hervor, in denen ein Ueberschuss von Eisensulfat geboten wurde, das nur wenig giftig ist. Es erhellt aus den Tabellen, dass bei einem Eisenüberschuss, sogar bei verhältnissmässig hohen Procentsätzen, keine Giftwirkungen eintreten, sondern dass das Verhältniss der Mycelproduction höher als in irgend einer anderen Serie steigt. Dass sich eine maximale Wachsthumsthätigkeit erreichen lässt, ergab der Zusatz von Zinksulfat zu einer 0,2 % Eisensulfat enthaltenden Nährlösung. Hier war die Differenz zwischen den Controlkulturen und den übrigen eine geringe. Diese Versuche zeigen auch, dass das als Nährstoff nicht nothwendige Zink, soweit es die fragliche Reizwirkung betrifft, durch Eisen ersetzt werden kann. Es ist weiterhin dargethan, dass verschiedene andere Salze ebenfalls das Wachsthum beschleunigen, und wollte man nach Raulin's Schlussfolgerungen urtheilen, so müssten auch diese Reizstoffe als nothwendige Nährsubstanzen angesehen werden. Hierzu ist aber kein Grund, da thatsächlich die Pilze ohne Zink und die anderen genannten Reizstoffe normal gedeihen und in jedem Falle die Bedeutung eines Körpers als Nährstoff von seinen anderweitigen Wirkungen auseinander zu halten ist. Diese Trennung ist auch in Bezug auf Eisen nicht bei Molisch[1]) und Benecke[2]) durchgeführt. Immerhin

1) l. c.
2) l. c.

lassen deren Versuche doch die absolute Nothwendigkeit des Eisens erkennen, das, sofern es nur in einer zur Ernährung ausreichenden Quantität geboten ist, natürlich keinen weiteren Reizeffect ausübt. Daraus erhellt ja auch, dass das Wachsthum durch eine das Nährstoffbedürfniss überschreitende Zugabe noch mehr beschleunigt wird.

Der Gedanke, den angeführten Wachsthumssteigerungen chemische Reizwirkungen zu Grunde zu legen, ist, wie in der Einleitung angedeutet wurde, schon früher aufgetaucht. H. Schulz[1]) hat gezeigt, dass die durch *Saccharomyces* verursachte Alkoholgährung wesentlich bei Gegenwart von geringen Quantitäten gewöhnlich als giftig angesehener Substanzen beschleunigt wird: Sublimat, Jod, Brom, Salicylsäure etc. Aus diesen Thatsachen geht hervor, dass diese chemischen Substanzen indirect die Thätigkeit der Pflanze beeinflussen können, da es unmöglich erscheint, die Reizstoffe direct als Ursachen jener Energie anzusehen, wie sie sich in der Steigerung der Gährungsthätigkeit offenbart. Ebenso ist bei der hier dargelegten Steigerung in der Wachsthumsthätigkeit der Pilze anzunehmen, dass Zink oder Kobalt den in Frage kommenden Functionen nur den nöthigen Impuls zu einer beschleunigten Wachsthumsthätigkeit geben. Die Art und Weise, wie ein solches Reizmittel zu wirken vermag, ist nicht genau zu bestimmen und eine Erörterung hierüber bleibt besser ausser dem Rahmen dieser Abhandlung, in welcher eine derartige Fragestellung vermieden werden sollte.

Pfeffer hat in seiner Arbeit: Ueber Election organischer Nährstoffe, den Weg bezeichnet, der zu einer diesbezüglichen Erklärung führt. In der schon erwähnten Anmerkung sagt er: „Solche und ähnliche Erfolge entspringen offenbar verschiedenen Ursachen. Theilweise dürfte es sich um physiologische Gegenreactionen handeln. — In anderen Fällen mögen einfachere chemische Reactionsbeschleunigungen vorliegen, wie in den katalytischen Wirkungen.“ Weiter deutet er auf die Wahrscheinlichkeit hin, dass die Wirkung des Zinks den Pilz befähigt, seine Thätigkeit haushälterischer einzurichten, da derselbe bei der gleichen Menge verbrauchter Nährsalze einen grösseren Ertrag lieferte. Hiermit soll allerdings nicht

1) Pflüger's Archiv f. Physiologie, 42. Bd., 1888, p. 517. — Vergl. Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Botanik, 1895, Bd. XXVIII, p. 238.

gesagt sein, dass ein derartiger Zustand unbedingt normal oder wirklich nutzbringend für den fraglichen Pilz ist.

Jedenfalls kann nach dieser Seite hin eine Erklärung der chemischen Reizwirkung erwartet werden, obgleich über diesen Punkt ein vollständiges Thatsachenmaterial noch fehlt.

Durch die angestellten Kulturversuche sollte nur die Thatsache einer solchen chemischen Reizwirkung festgestellt werden. Obwohl die Wirkungen mit vortheilhaften und minderwerthigen Nährlösungen sowie mit verschiedenen Stickstoffquellen fast die gleichen zu sein scheinen, so mag es doch Kulturflüssigkeiten geben, welche etwas abweichende Resultate liefern. Auch soll nicht ohne Weiteres geschlossen werden, dass alle Pilze in demselben Grade auf dieselben Reizmittel reagiren. Trotzdem ist jedoch kein Grund vorhanden, die Thatsache anzuzweifeln, dass die Pilze auf chemische Reize zu reagiren vermögen. —

Die vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institut zu Leipzig auf Anregung des Herrn Geheimrath Professor Pfeffer ausgeführt, dem der Verfasser für seine Rathschläge zu grossem Dank verpflichtet ist.

September 1896.

VII. *Aspergillus niger.* — Lösung E mit Zusatz von $CoSO_4$. — Temperatur 30° C.

Ausgesät am 21. Juni. Gekeimt am 22. Juni. Geerntet am 29. Juni.

	— $CoSO_4$	+ 0,008 % $CoSO_4$	+ 0,016 % $CoSO_4$	+ 0,033 % $CoSO_4$	+ 0,066 % $CoSO_4$	+ 0,13 % $CoSO_4$
Conidien	24. Juni	dito	dito weniger	dito weniger	26. Juni wenig	dito
Trockengewichte mg . . .	245	405	350	235	170	75

VIII. *Aspergillus niger.* — Lösung A mit Zusatz von LiCl. — Temperatur 30° C.

Ausgesät am 30. Juni. Gekeimt am 1. Juli. Geerntet am 7. Juli.

	— LiCl	+ 0,004 % LiCl	+ 0,016 % LiCl	+ 0,066 % LiCl	+ 0,13 % LiCl	+ 0,33 % LiCl
Conidien	2. Juli	dito	dito weniger	dito weniger	3. Juli wenig	dito
Trockengewichte mg . . .	280	280	410	380	560	720

IX. *Aspergillus niger.* — Lösung A mit Zusatz von Morphium und Amygdalin. — Temperatur 30° C.

Ausgesät am 3. Juli. Gekeimt am 4. Juli. Geerntet am 10. Juli.

	— Morphium u. Amygdalin	+ 0,066 % Morphium	+ 0,13 % Morphium	+ 0,33 % Morphium	+ 0,033 % Amygdalin	+ 0,066 % Amygdalin	+ 0,13 % Amygdalin	+ 0,33 % Amygdalin
Conidien	7. Juli	dito	dito	dito weniger	7. Juli	dito	dito	dito weniger
Trockengewichte mg	235	235	205	280	250	365	310	305

IV. *Aspergillus niger.* — Lösung J mit Zusatz von $ZnSO_4$. — Temperatur 30° C.

Ausgesät am 26. Mai. Gekeimt am 27. Mai Geerntet am 1. Juni.

	— $ZnSO_4$	+ 0,002 % $ZnSO_4$	+ 0,004 % $ZnSO_4$	+ 0,008 % $ZnSO_4$	+ 0,016 % $ZnSO_4$	+ 0,033 % $ZnSO_4$
Conidien	29. Mai	dito	dito sehr wenig	30. Mai noch weniger	dito	dito beinahe steril
Trockengewichte mg . . .	1120	1490	1375	1515	1445	1280

V. *Aspergillus niger.* — Lösung E mit Zusatz von $FeSO_4$. — Temperatur 30° C.

Ausgesät am 16. Juni. Gekeimt am 17. Juni. Geerntet am 21. Juni.

	+ 0,004 % $FeSO_4$	+ 0,008 % $FeSO_4$	+ 0,016 % $FeSO_4$	+ 0,033 % $FeSO_4$	+ 0,066 % $FeSO_4$	+ 0,13 % $FeSO_4$
Conidien	18. Juni	dito	dito wenig	dito noch weniger	dito beinahe steril	steril
Trockengewichte mg . . .	275	380	285	425	750	810

VI. *Aspergillus niger.* — Lösung A mit Zusatz von Natriumfluorid. — Temperatur 30° C.

Ausgesät am 19. Mai. Gekeimt am 20. Mai. Geerntet am 27. Mai.

	— NaFl	+ 0,002 % NaFl	+ 0,004 % NaFl	+ 0,008 % NaFl	+ 0,016 % NaFl	+ 0,033 % NaFl
Conidien	21. Mai viel	22. Mai	23. Mai wenig	steril	steril	steril
Trockengewichte mg . . .	250	565	405	340	270	245

[redacted] — Lösung E mit Zusatz von $CoSO_4$. — Temperatur 30° C.

Gekeimt am 22. Juni. Geerntet am 29. Juni.

[redacted]	+ 0,008 % $CoSO_4$	+ 0,016 % $CoSO_4$	+ 0,033 % $CoSO_4$	+ 0,066 % $CoSO_4$	+ 0,13 % $CoSO_4$
[redacted]	dito	dito weniger	dito weniger	26. Juni wenig	dito
[redacted]	405	350	235	170	75

[redacted] — Lösung A mit Zusatz von LiCl. — Temperatur 30° C.

Gekeimt am 1. Juli. Geerntet am 7. Juli.

[redacted]	+ 0,004 % LiCl	+ 0,016 % LiCl	+ 0,066 % LiCl	+ 0,13 % LiCl	+ 0,33 % LiCl
[redacted]	dito	dito weniger	dito weniger	3. Juli wenig	dito
[redacted]	280	410	380	560	720

[redacted] A mit Zusatz von Morphium und Amygdalin. — Temperatur 30° C.

Gekeimt am 4. Juli. Geerntet am 10. Juli.

[redacted]	+ 0,13 % Morphium	+ 0,33 % Morphium	+ 0,033 % Amygdalin	+ 0,066 % Amygdalin	+ 0,13 % Amygdalin	+ 0,33 % Amygdalin
[redacted]	dito	dito weniger	7. Juli	dito	dito	dito weniger
[redacted]	205	280	250	365	310	305

A. Kulturen mit Zusatz von $ZnSO_4$

Kochfläschchen ca. 125 ccm. Kulturen à 50 ccm. Trockengewichte in Milligrammen.

Aspergillus niger. — Temperatur 30° C.

	No.	Tage	— $ZnSO_4$	0,003 %	0,001 %	0,002 %	0,0035 %	0,007 %	0,015 %
Lösung A: Zucker	1	5	315	400	425	590	612	652	350
„ A: „	2	6	532	580	675	866	914	—	—
„ B: Glycerin	3	5	280	320	275	350	344	520	310
„ B: „	4	6	90	110	95	140	150	—	—
Penicillium glaucum. — Temperatur 24° C.									
Lösung A: Zucker	5	8	200	210	290	365	365	—	—
„ B: Glycerin	6	8	110	110	155	180	280	—	—

Aspergillus niger.

	No.	Tage	— $ZnSO_4$	0,002 %	0,004 %	0,008 %	0,016 %	0,033 %
Lösung A: Zucker	7	7	335	730	760	765	770	715
„ A: „	8	6	300	670	700	680	650	610
„ C: „ , Asparagin	9	6	560	970	980	770	390	250
„ C: „ „	10	5	280	880	860	905	875	860
„ B: Glycerin	11	10	235	505	600	500	515	455
„ D: „ , Asparagin	12	10	290	445	425	435	285	330
„ J: Zucker, Pepton	13	8	1120	1490	1375	1515	1455	1280
„ J: „ „	14	7	800	1070	1170	1300	950	1080
„ K: Natriumacetat	15	12	30	35	55	45	30	25
„ E: + 2 % $FeSO_4$, Zucker	16	7	700	740	740	740	675	680
„ E: + 2 % „ „	17	6	650	630	680	650	645	610

Botrytis.

No.	Tage	— $ZnSO_4$	0,002 %	0.004 %	0,008 %	0,016 %	0,033 %
18	14	100	390	350	480	310	305
19	16	125	210	300	380	250	245

Kulturen mit Zusatz von + $FeSO_4$.

Kulturen à 50 ccm. Trockengewichte in Milligrammen.

Aspergillus niger. — Temperatur 30° C.

No.	Tage	0,002 %	0,004 %	0,008 %	0,016 %	0,033 %	0,066 %	0,132 %	0,200 %
20	7	670	670	710	780	700	725	a) 930 b) 800	660

No.	Tage	0,004 %	0,008 %	0,016 %	0,033 %	0,066 %	0,132 %
21	5	275	380	285	a) 430 b) 425	a) 750 b) 750	a) 975 b) 810

No.	Tage	0,004 %	0,016 %	0,033 %	0,05 %	0,10 %	0,20 %
22	6	240	255	280	255	390	700
23	10	190	255	340	515	510	535
24	7	210	200	310	470	700	860
25	11	200	200	230	295	310	580
26	12	20	25	25	25	85	35

enicillium glaucum. — Temperatur 24° C.

27	12	80	100	145	380	450	395
28	11	165	180	175	290	410	485
29	14	110	110	160	250	370	420

[redacted]

Botrytis.

	No.	Tage	0,004 %	0,1 %	0,5 %	0,3 %		
Lösung A: Zucker	30	14	100	180	210	200		

C. Kulturen mit Zusatz von NaFl.

Kochfläschchen ca. 125 ccm. Kulturen à 50 ccm. Trockengewichte in Milligrammen.

Aspergillus niger.

	No.	Tage	— NaFl	0,002 %	0,004 %	0,008 %	0,016 %	0,033 %
Lösung A: Zucker	31	6	250	565	405	340	270	245
„ B: Glycerin	32	10	145	255	170	65	—	—
„ A: Zucker	33	6	380	490	380	320	—	—
„ A: „	34	5	330	640	435	375	315	270

Penicillium glaucum.

	No.	Tage	— NaFl	0,002 %	0,004 %	0,008 %	0,016 %	0,033 %
Lösung A: Zucker	35	11	220	300	250	250	200	235
„ B: Glycerin	36	13	180	255	195	180	130	90

Kulturen mit Zusatz von Na_2SiO_3.

Aspergillus niger.

	No.	Tage	— Na_2SiO_3	0,002 %	0,004 %	0,008 %	0,016 %	0,033 %
Lösung A: Zucker	37	7	350	520	575	450	435	380
„ B: Glycerin	38	10	175	230	210	215	190	185

Penicillium glaucum.

	No.	Tage	— Na_2SiO_3	0,002 %	0,004 %	0,008 %	0,016 %	0,033 %
Lösung A: Zucker	39	12	225	310	275	290	240	200

[redacted]

. Kulturen mit Zusatz von $CoSO_4$.

Kulturen à 50 ccm. Trockengewichte in Milligrammen.

Aspergillus niger. — Temperatur 30° C.

No.	Tage	— $CoSO_4$	0,002 %	0,004 %	0,008 %	0,016 %	0,033 %
40	8	550	805	500	600	500	540
41	7	245	405	350	235	170	75
42	10	250	540	540	300	220	210

enicillium glaucum. — Temperatur 24° C.

No.	Tage	— $CoSO_4$	0,002 %	0,004 %	0,008 %	0,016 %	0,033 %
43	12	215	355	350	290	270	230
44	11	180	280	275	230	250	150

. Kulturen mit Zusatz von $NiSO_4$.

Kulturen à 50 ccm. Trockengewichte in Milligrammen.

Aspergillus niger. — Temperatur 30° C.

No.	Tage	— $NiSO_4$	0,002 %	0,004 %	0,008 %	0,016 %	0,033 %
45	7	200	270	290	350	495	785

No.	Tage	— $NiSO_4$	0,008 %	0,016 %	0,033 %	0,066 %	0,13 %
46	6	265	410	535	680	500	250
47	11	185	270	345	410	300	120

enicillium glaucum. — Temperatur 24° C.

No.	Tage	— $NiSO_4$	0,004 %	0,016 %	0,033 %	0,066 %	0,13 %
48	5	115	145	270	435	370	100
49	13	330	345	330	580	860	530

F. Kulturen mit Zusatz von verschiedenen anorganischen Verbindungen.

Kochfläschchen ca. 125 ccm. Kulturen à 50 ccm. Trockengewichte in Milligrammen.

Aspergillus niger.

	No.	Tage	— LiCl	0,004 %	0,016 %	0,066 %	0,13 %	0,33 %
Lösung A: Zucker, LiCl	50	7	280	280	410	380	560	720
	No.	Tage	— LiCl	0,066 %	0,13 %	0,33 %	0,5 %	1 %
Lösung A: Zucker, Li_2SO_4	51	7	235	290	420	420	560	490
	No.	Tage	— $Al_2(SO_4)_3$	0,002 %	0,004 %	0,008 %	0,016 %	0,033 %
Lösung A: Zucker, $Al_2(SO_4)_3$	52	8	205	260	265	225	240	240
	No.	Tage	— $MnCl_4$	0,002 %	0,004 %	0,008 %	0,016 %	0,033 %
Lösung A: Zucker, $MnCl_4$	53	7	245	280	380	370	295	330

G. Kulturen mit Zusatz von verschiedenen organischen Verbindungen.

Kochfläschchen ca. 125 ccm. Kulturen à 50 ccm. Trockengewichte in Milligrammen.

Aspergillus niger. — Temperatur 30° C.

	No.	Tage		0,002 %	0,004 %	0,008 %	0,016 %	0,033 %
Lösung A: Zucker, Cocaïn	54	5	360	400	380	470	360	—
„ A: „ „	55	5	280	410	320	350	390	540

Penicillium glaucum. — Temperatur 24° C.

	No.	Tage		0,002 %	0,004 %	0,008 %	0,016 %	0,033 %
Lösung A: Zucker, Cocaïn	56	11	100	85	115	165	100	110
„ B: Glycerin, Cocaïn	57	12	140	150	145	180	105	75

[redacted]

Aspergillus niger. — Temperatur 30° C.

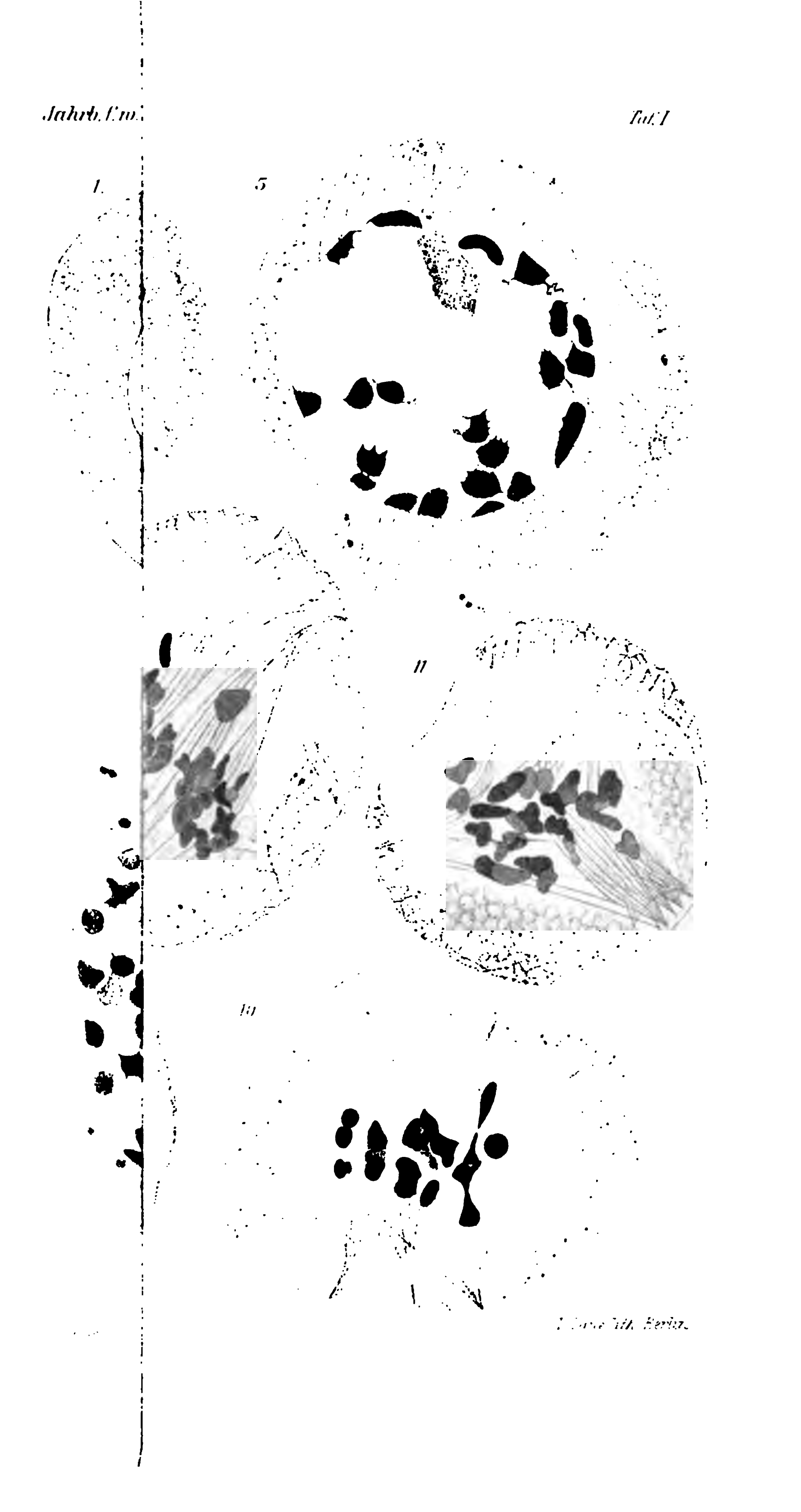
No.	Tage		0,002 %	0,004 %	0,008 %	0,016 %	0,033 %
58	8	160	155	170	140	210	215
No.	Tage		0,008 %	0,016 %	0,033 %	0,066 %	0,13 %
59	7	255	255	250	250	365	310
60	10	95	90	90	100	115	215
61	—	360	400	380	400	200	300

. Kulturen in stärkeren Lösungen.

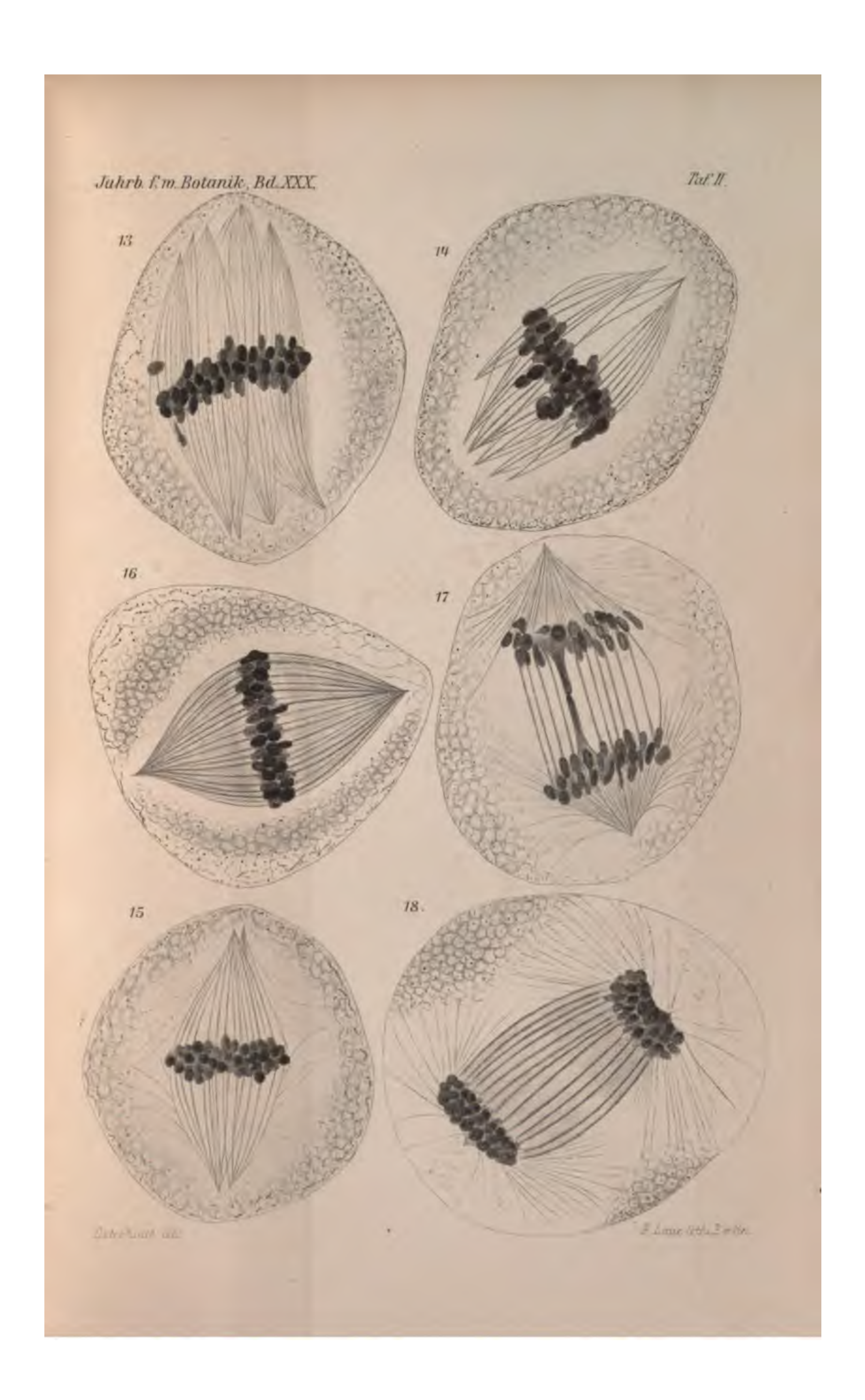
Kulturen à 50 ccm. Trockengewichte in Milligrammen.

Aspergillus niger. — Temperatur 30° C.

No.	Tage		0,02 %	0,1 %	0,2 %	0,4 %	1,0 %
62	7	340	400	360	430	430	75
63	7	325	420	410	500	460	—
64	6	675	—	—	—	665	630
65	6	675	—	—	—	615	635
66	7	340	—	370	345	—	—
67			—	250	280	—	—
68			—	320	370	—	—



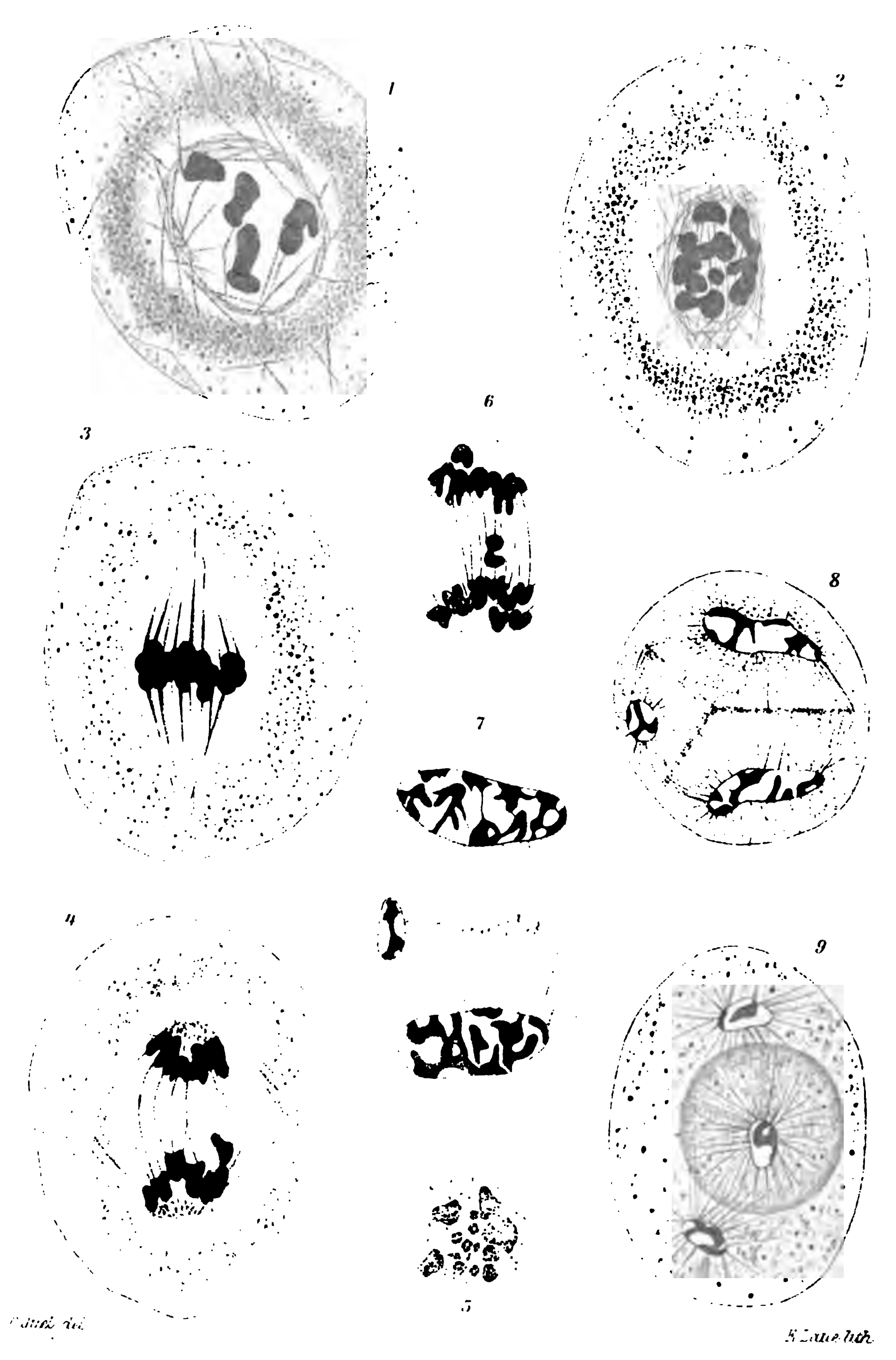
. . . lith. Berlin.


13
14
16
17
15
18.


9.
15.
13
14

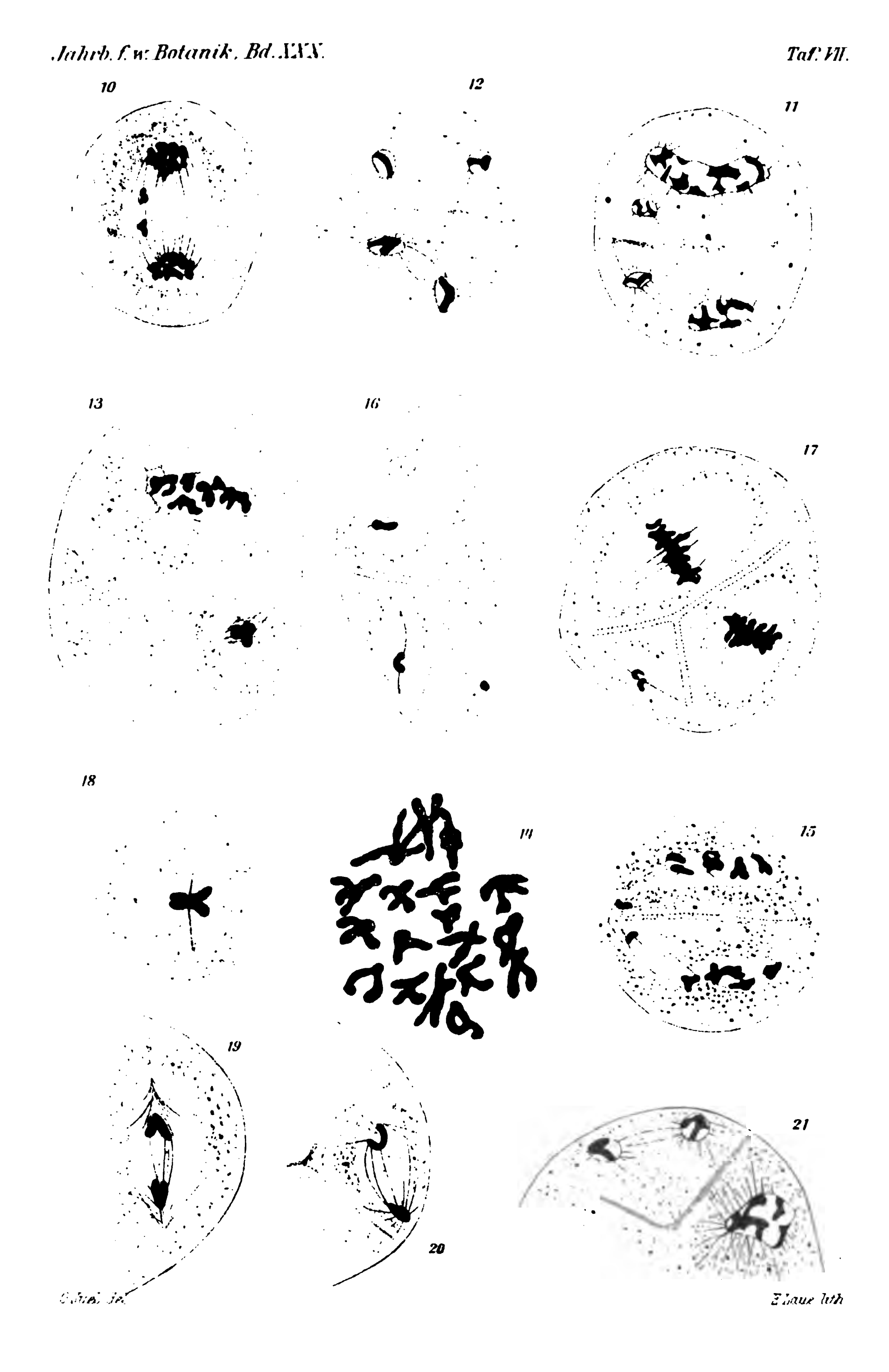

16
20
21
25
26
27
28
31


40
b
c
d
41
46
48
42
56
49
55
60 a
50
61
63
a
b

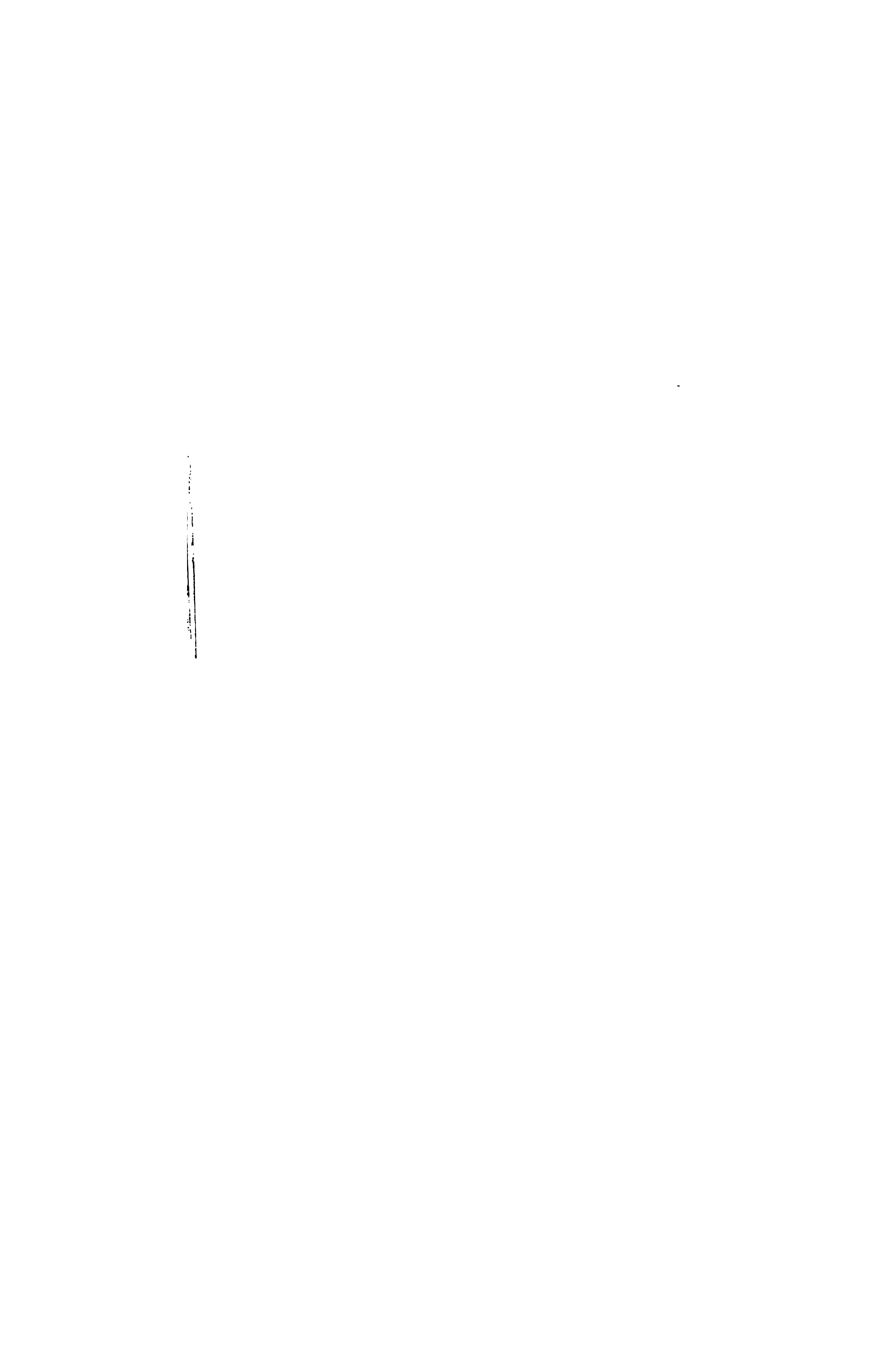


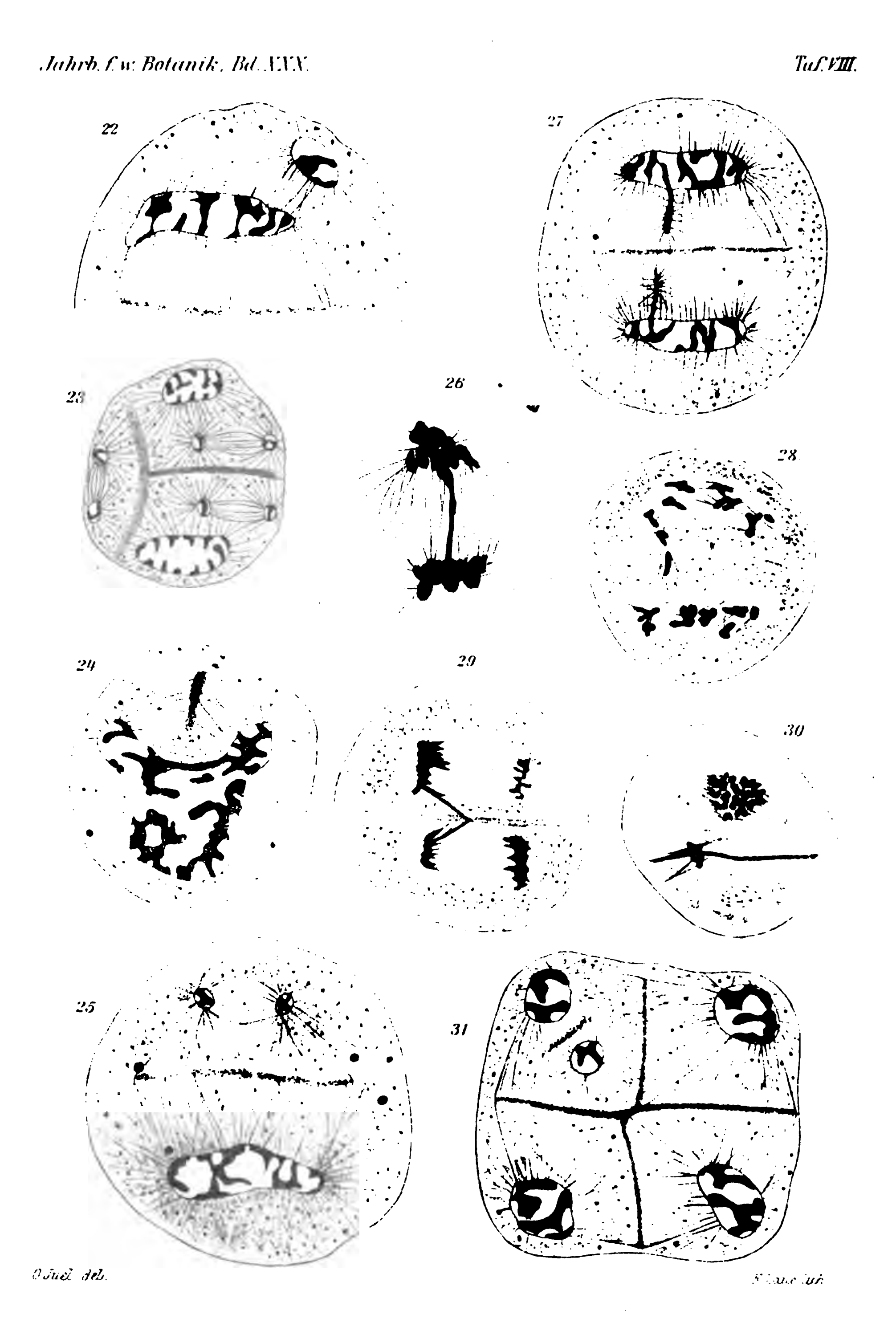
1
2
3
4
5
6
7
8
9

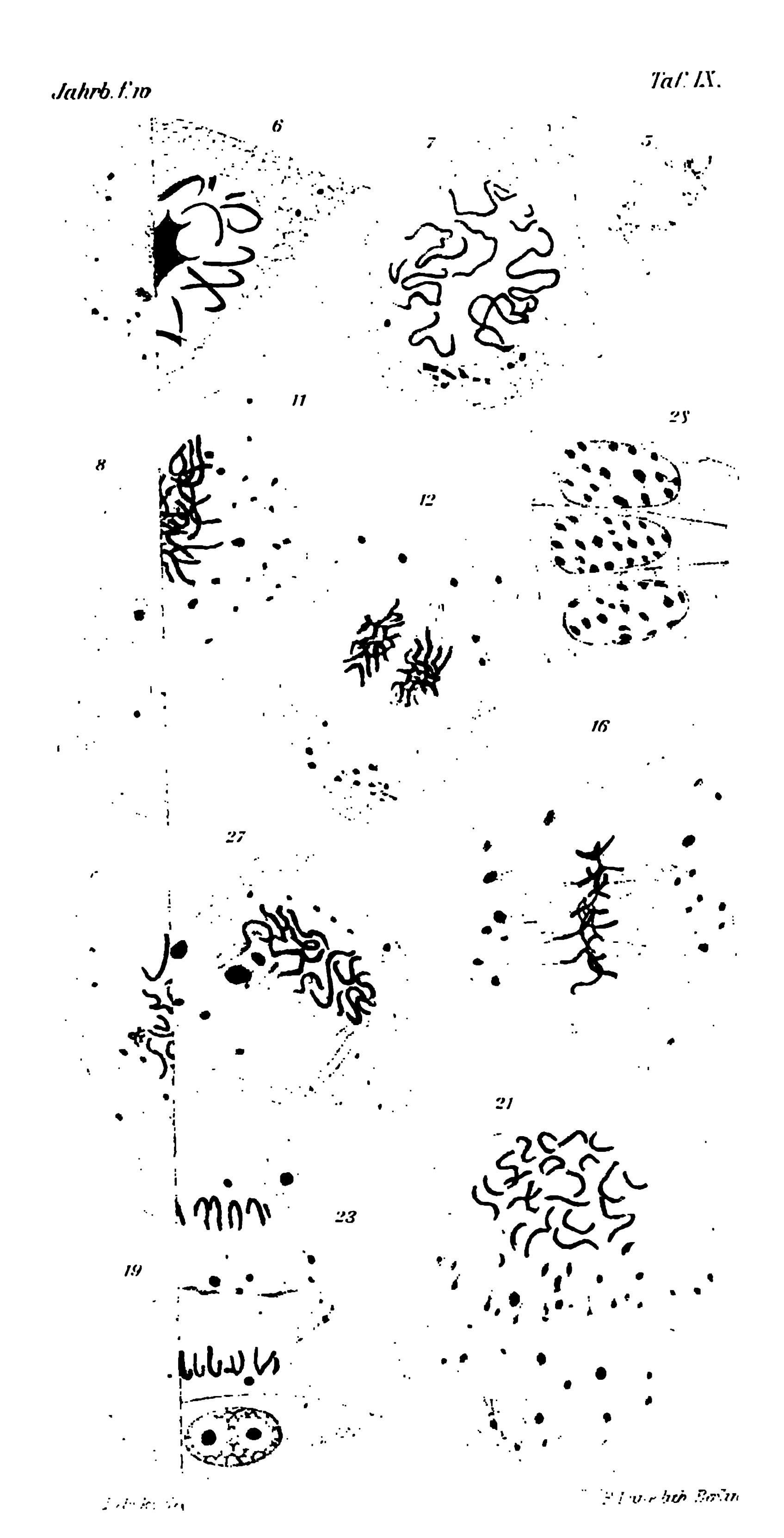


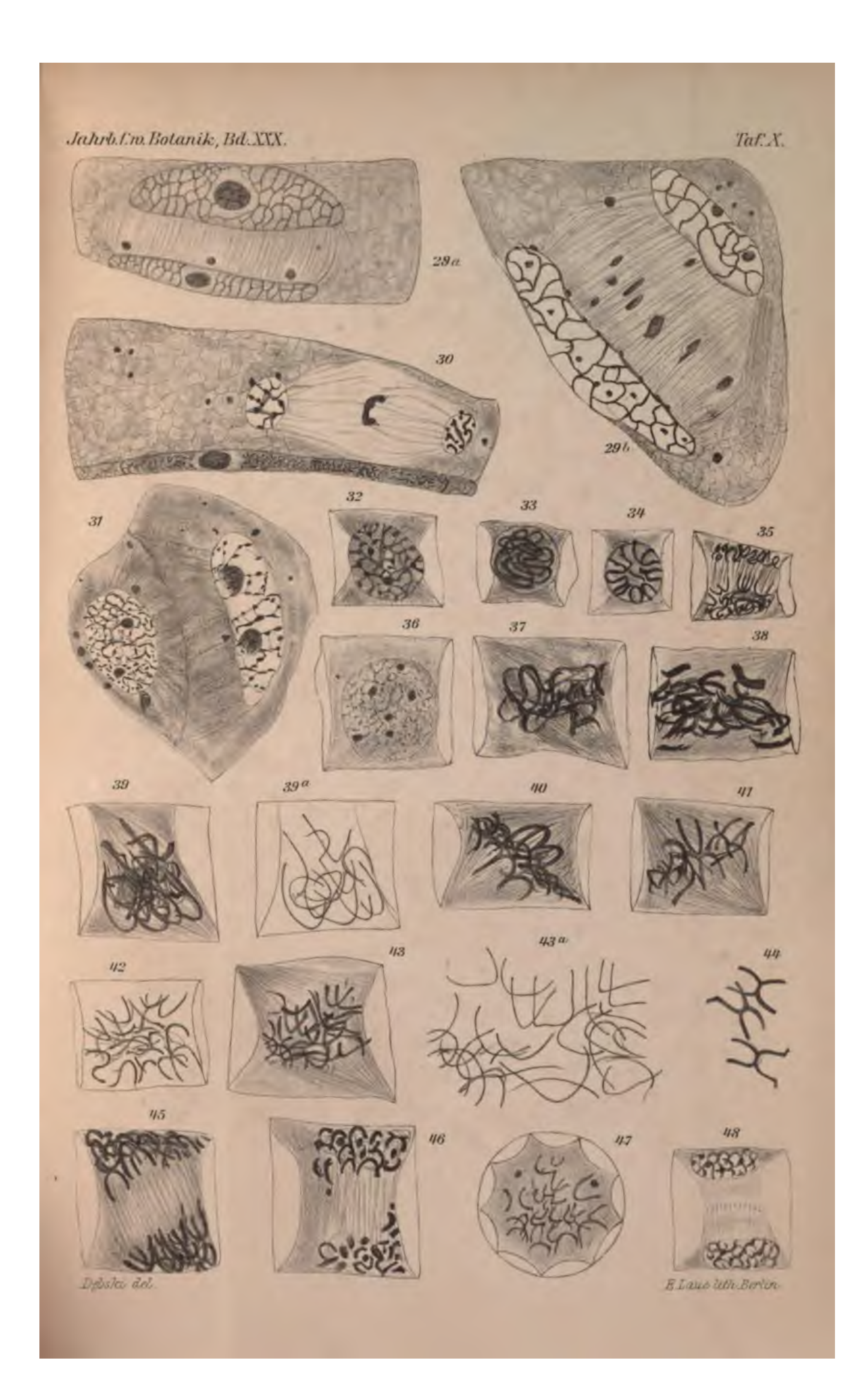


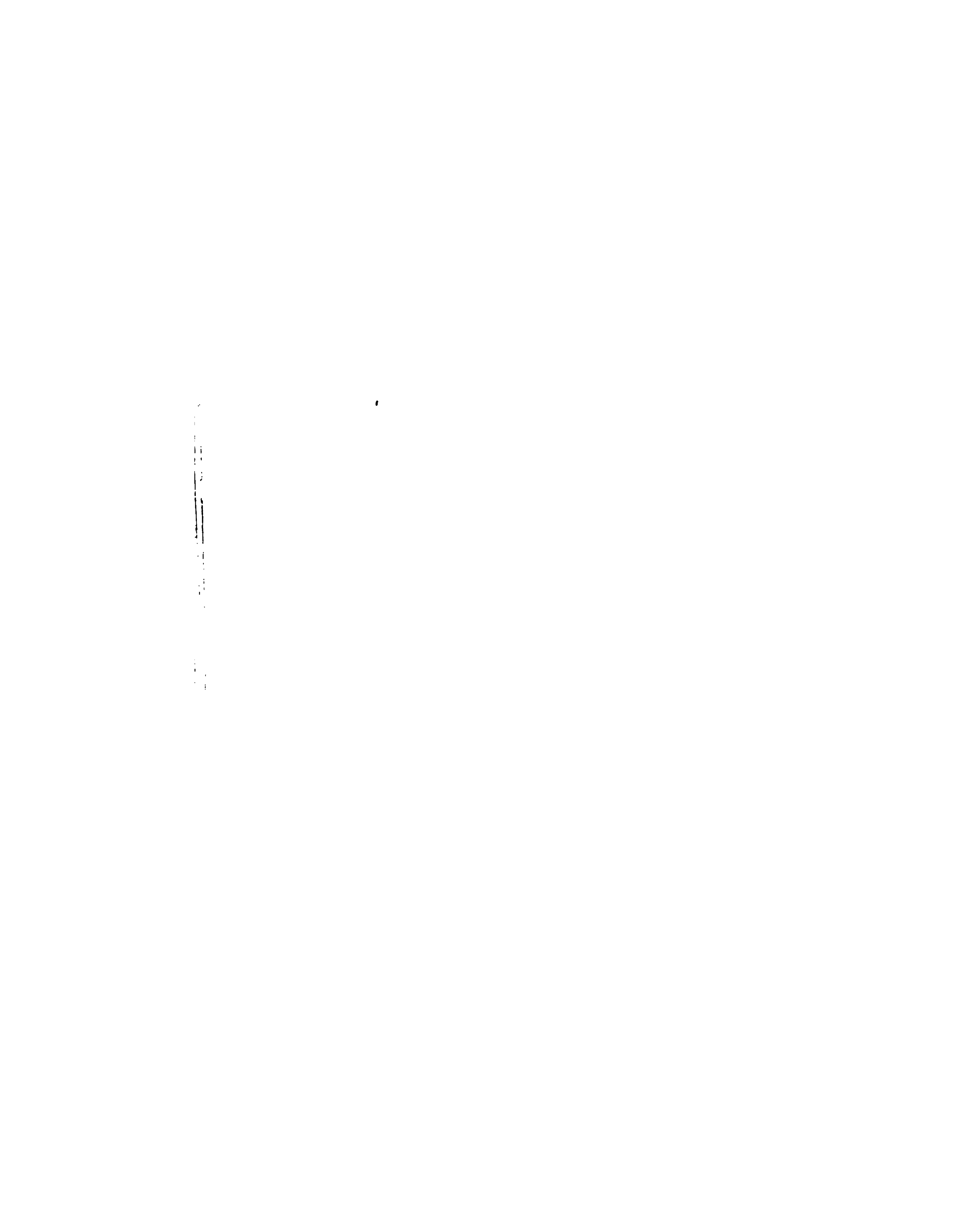
C. Juel del. E. Laue lith.

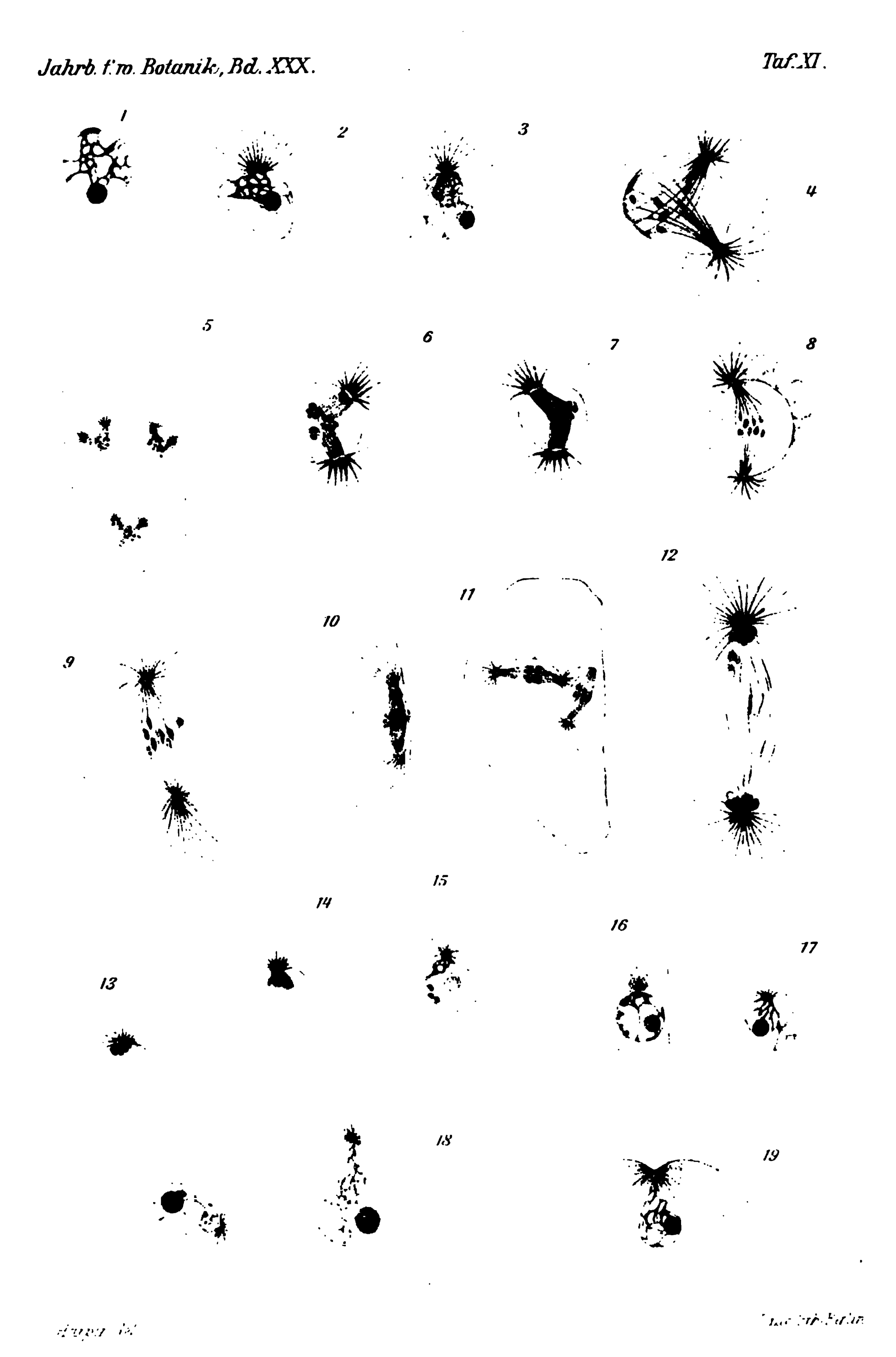



22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
O. Juel del.


6
7
5
11
28
8
12
16
27
21
23
19

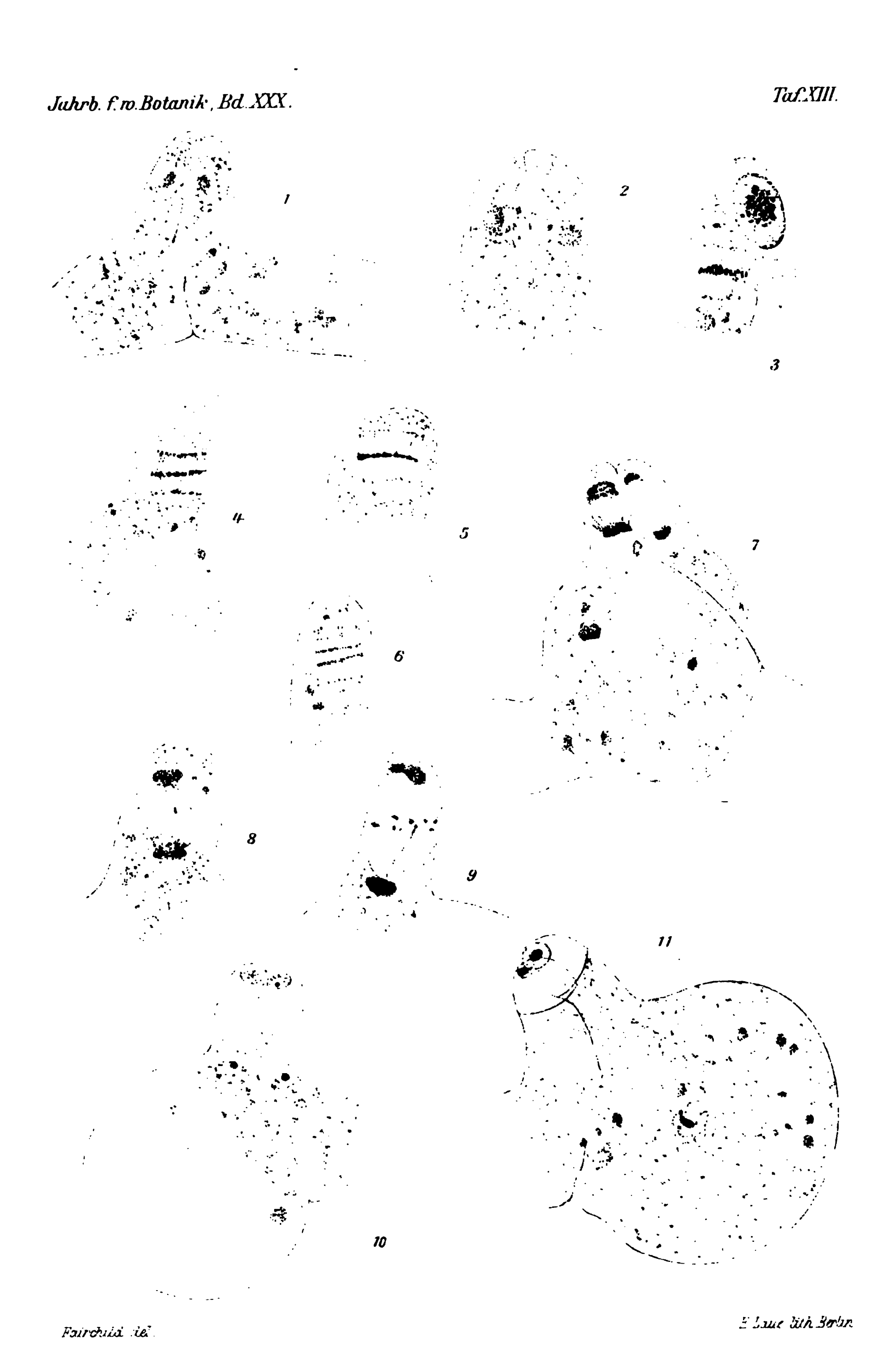

28a
29b
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
39a
40
41
42
43
43a
44
45
46
47
48
Dębski del.
E. Laue lith. Berlin.



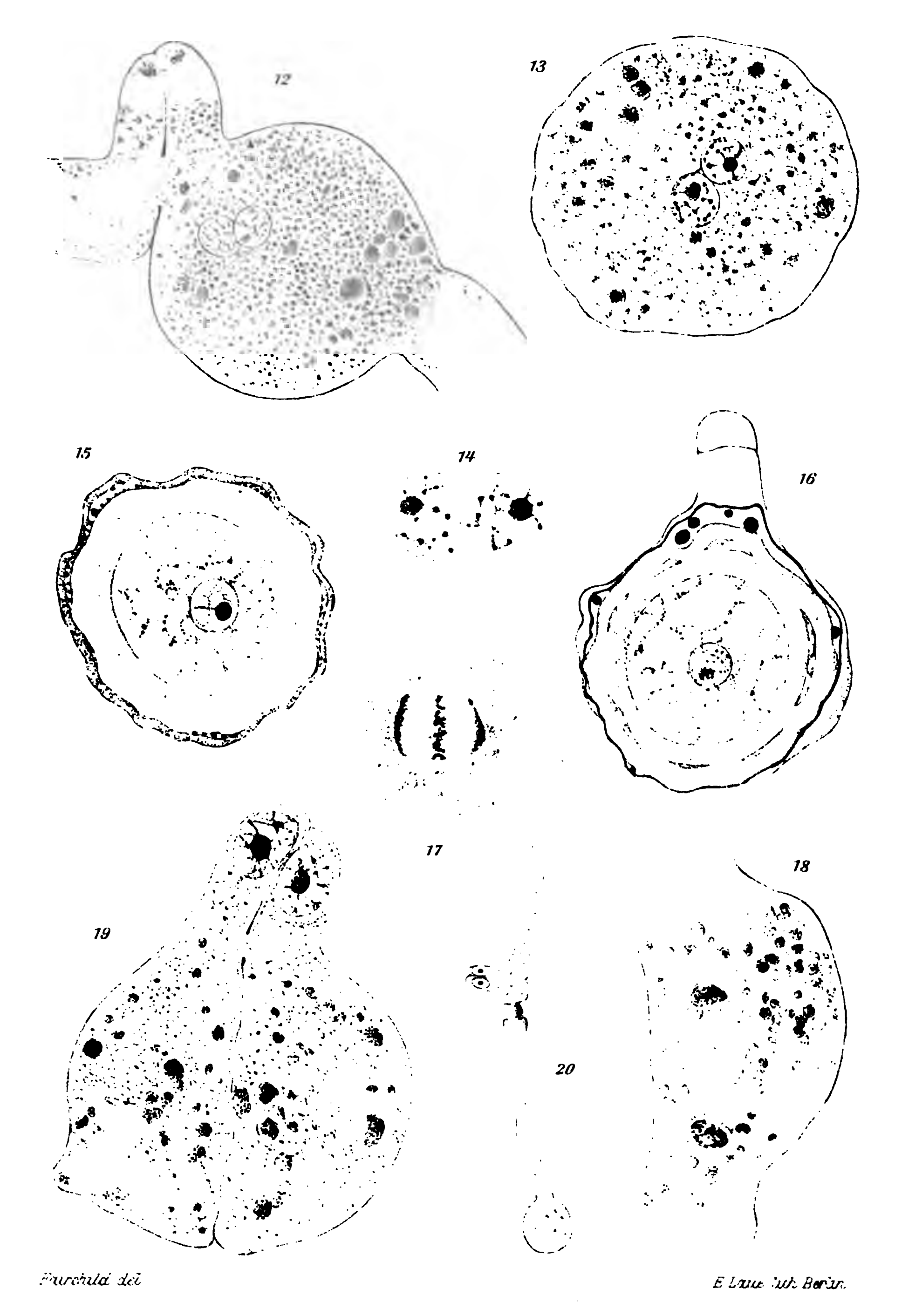

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19

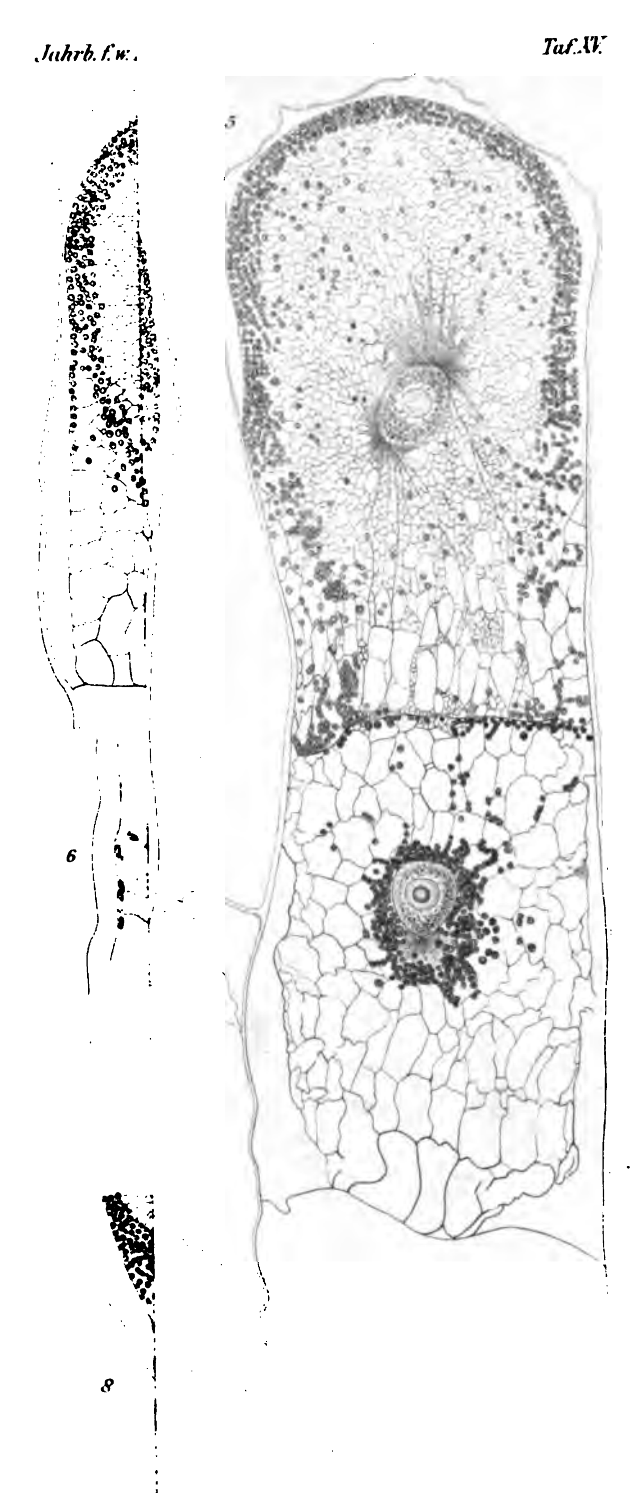


Harper del. E. Laue lith. Berlin



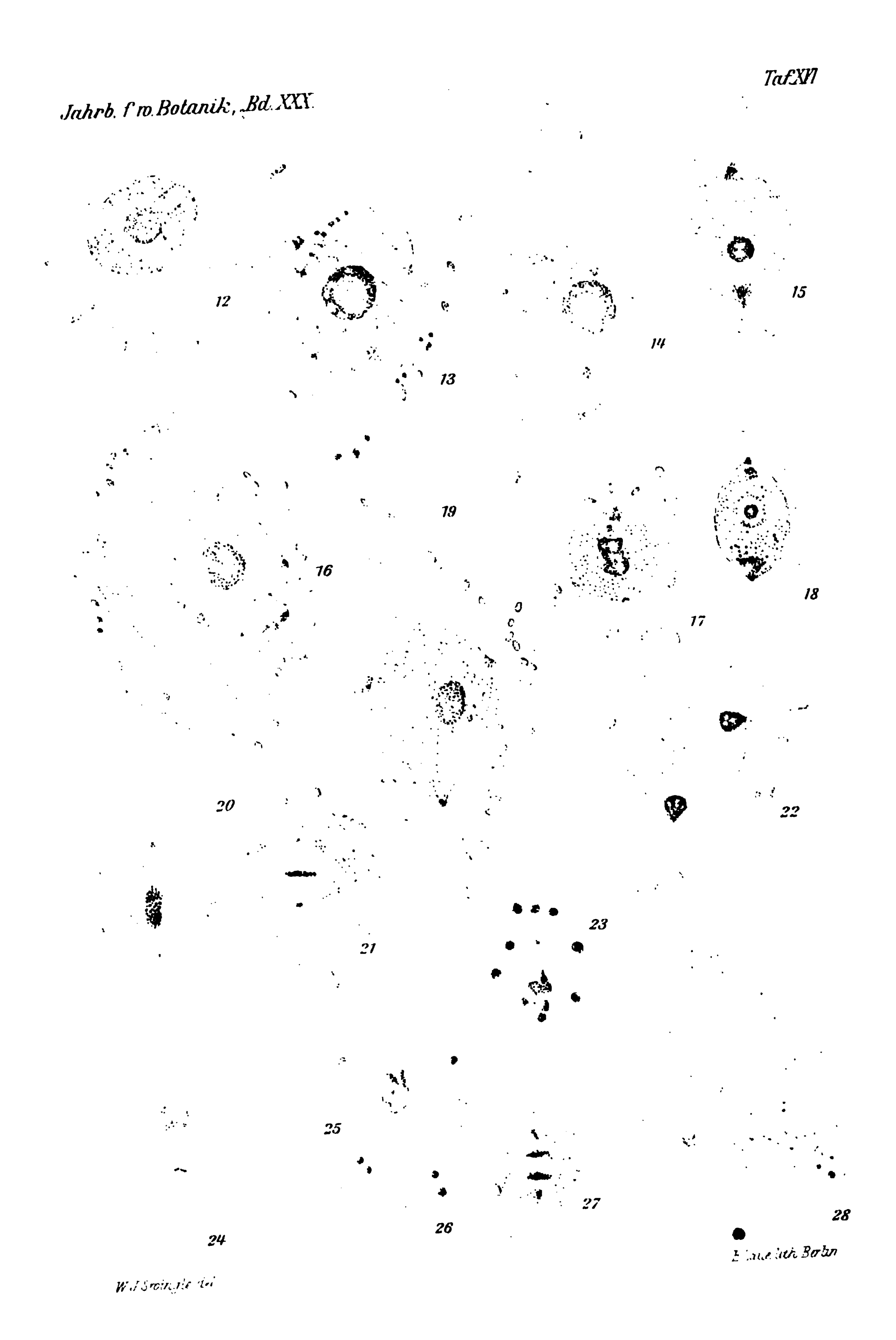
Fairchild del. E. Laue lith. Berlin.


12
13
15
14
16
17
18
19
20
Fairchild del.
E. Laue lith. Berlin.



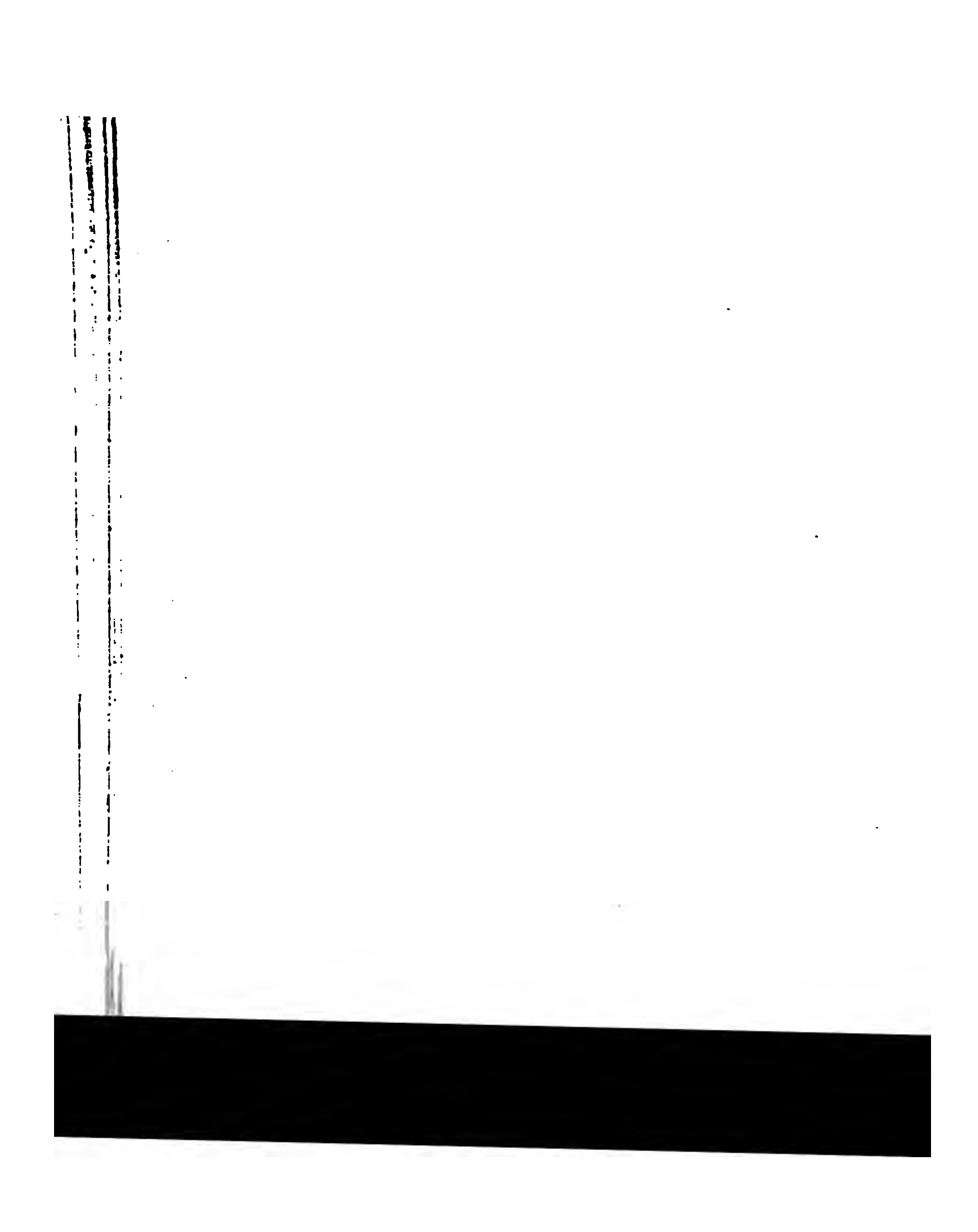
F. Lenz lith. Berlin.

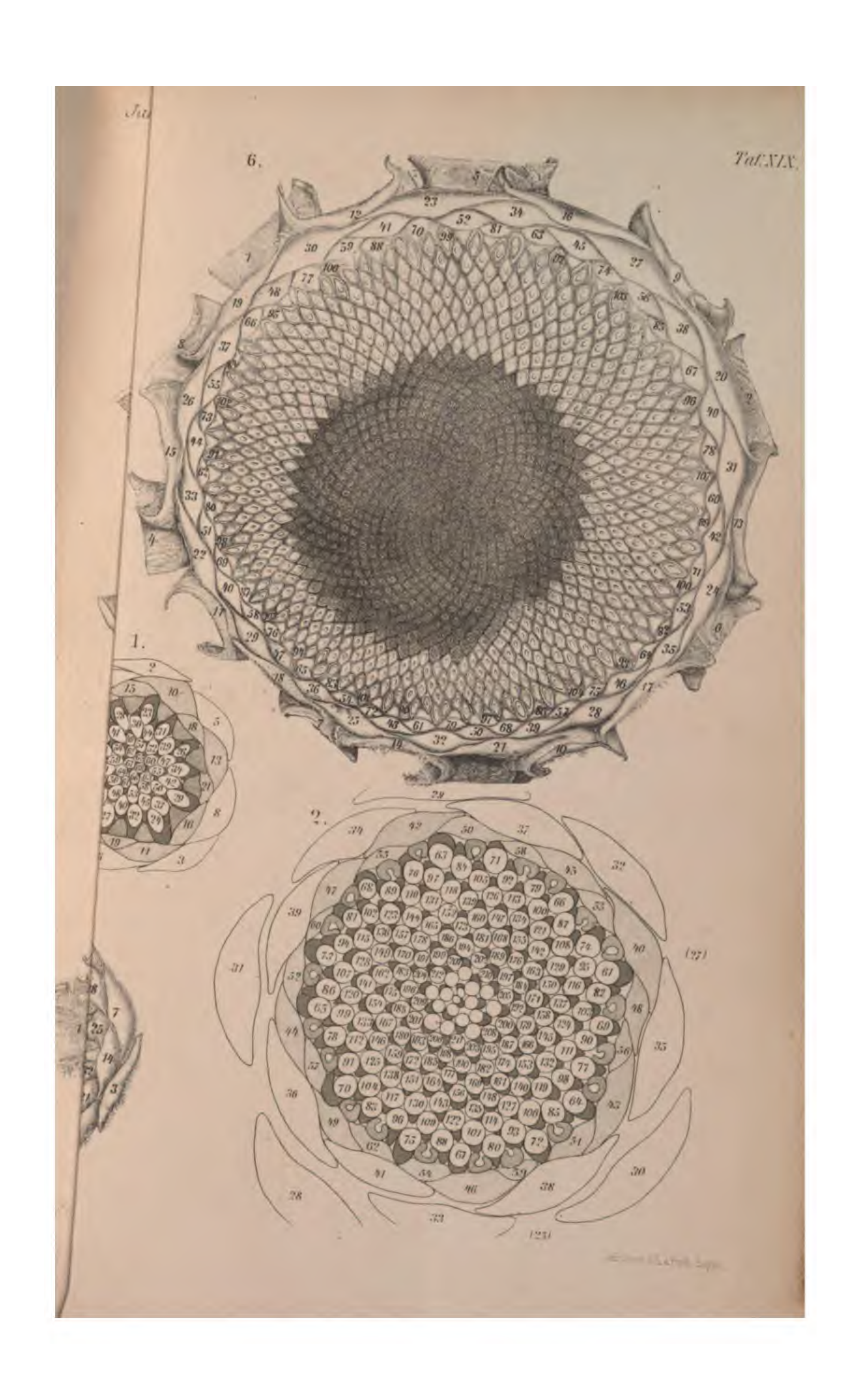
[redacted]

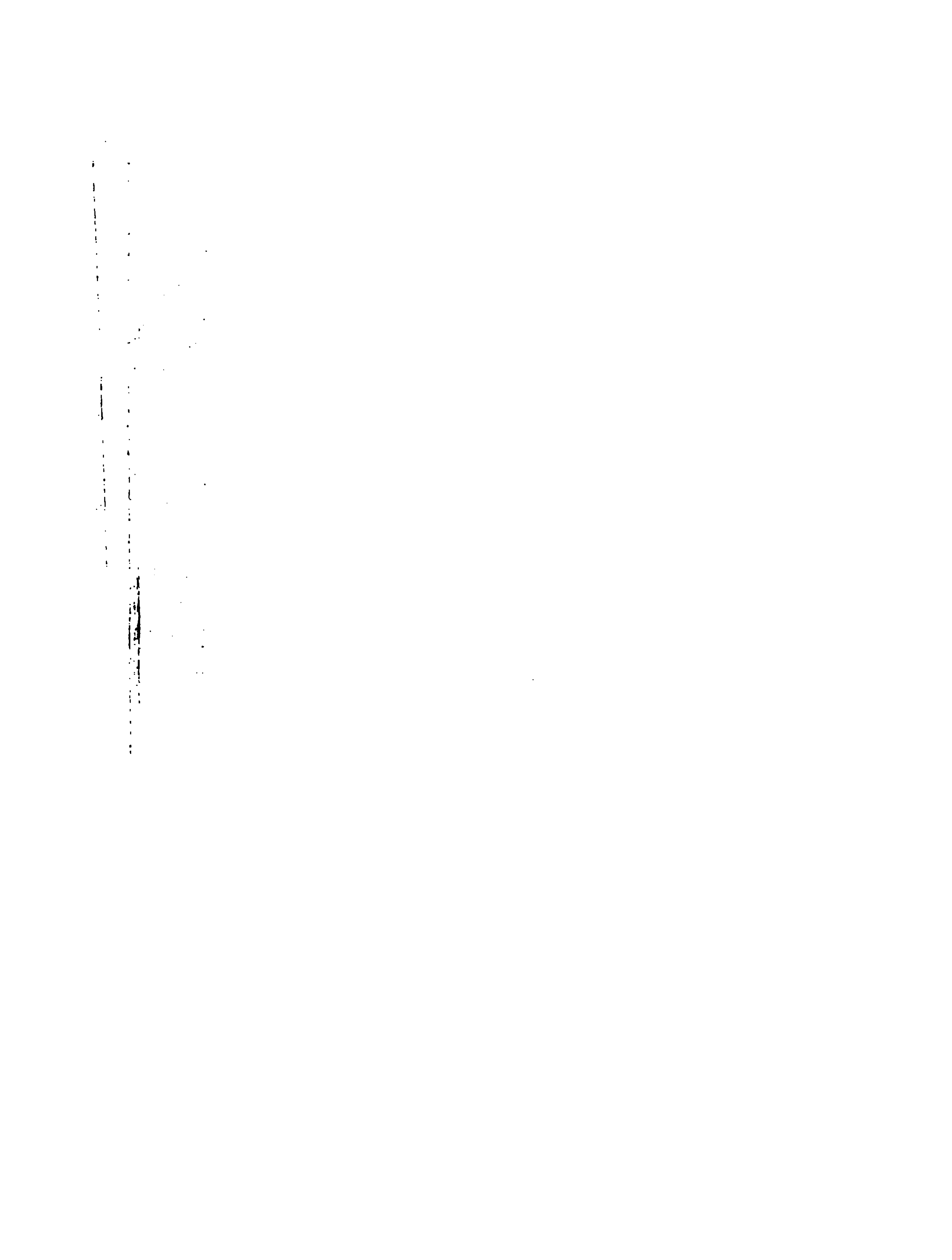


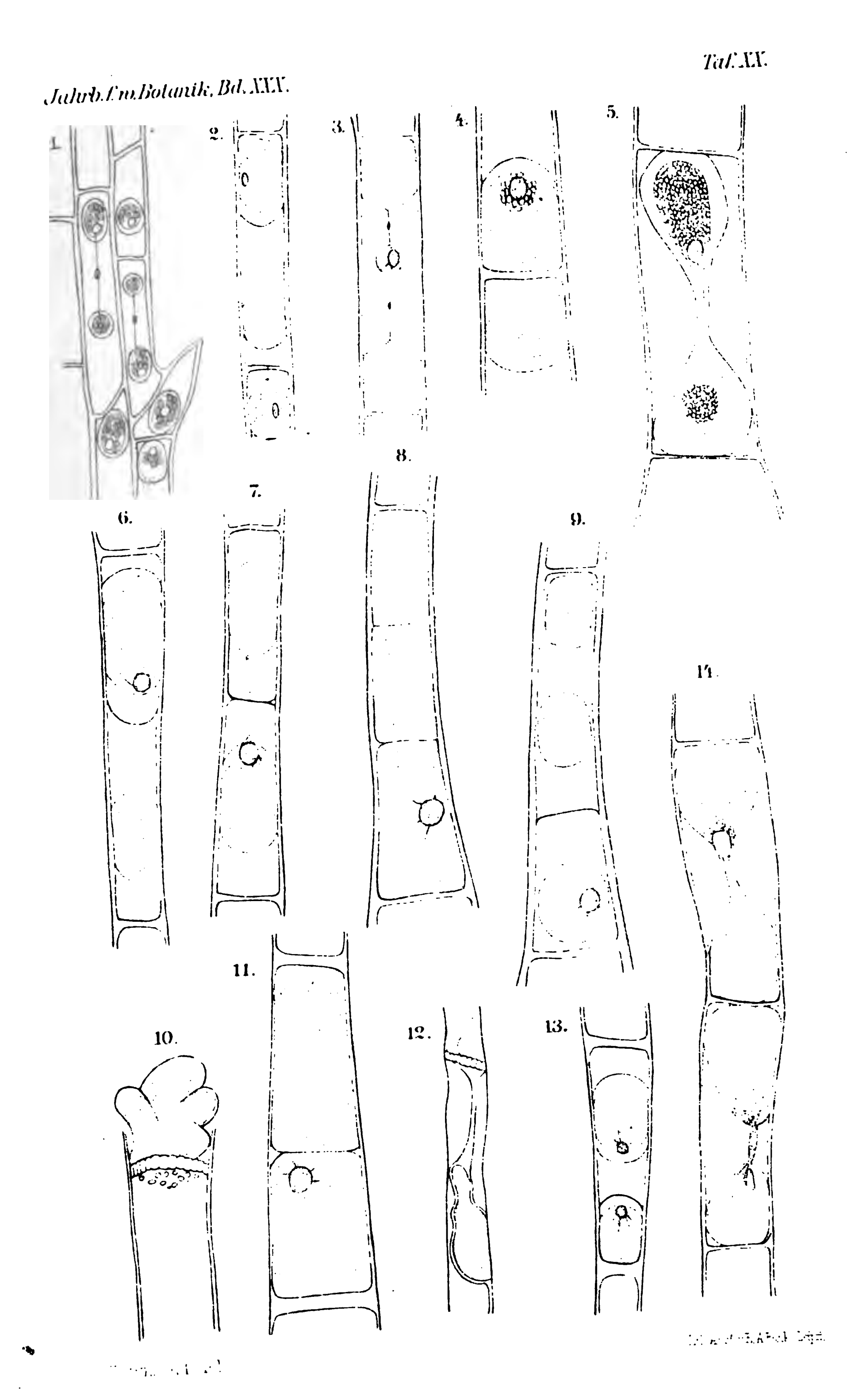
W. J. Strasburger del.

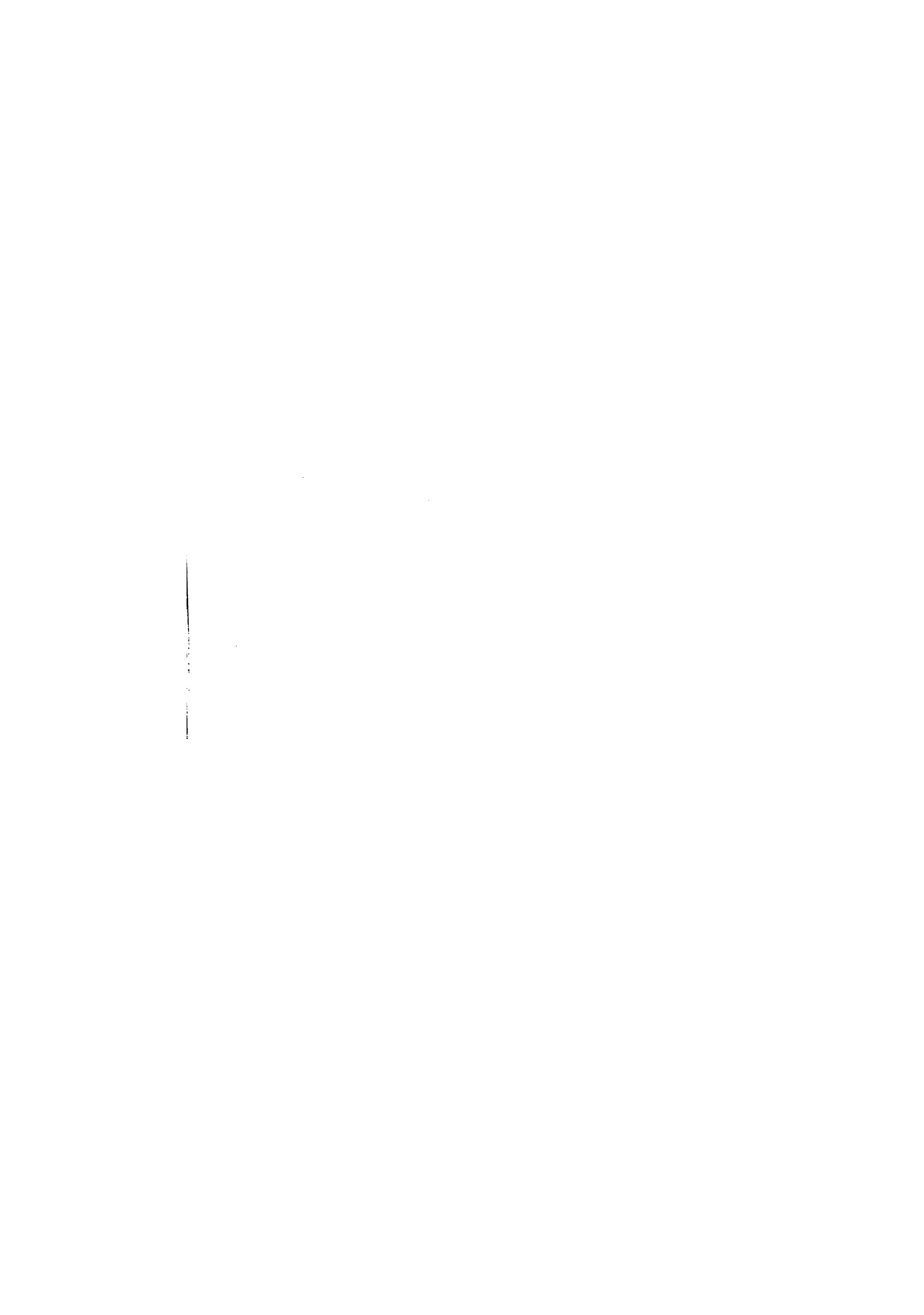
E. Laue lith. Berlin

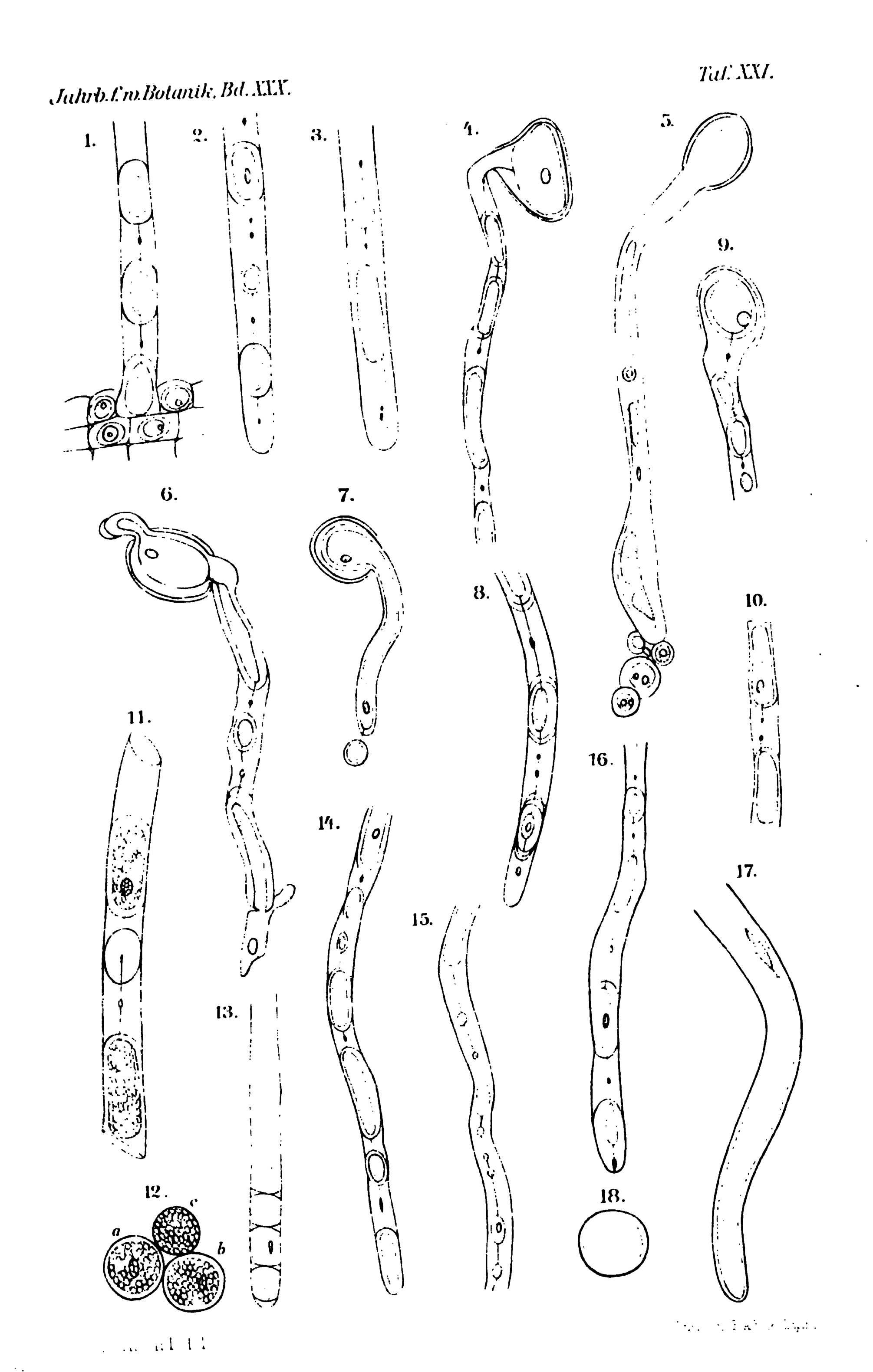


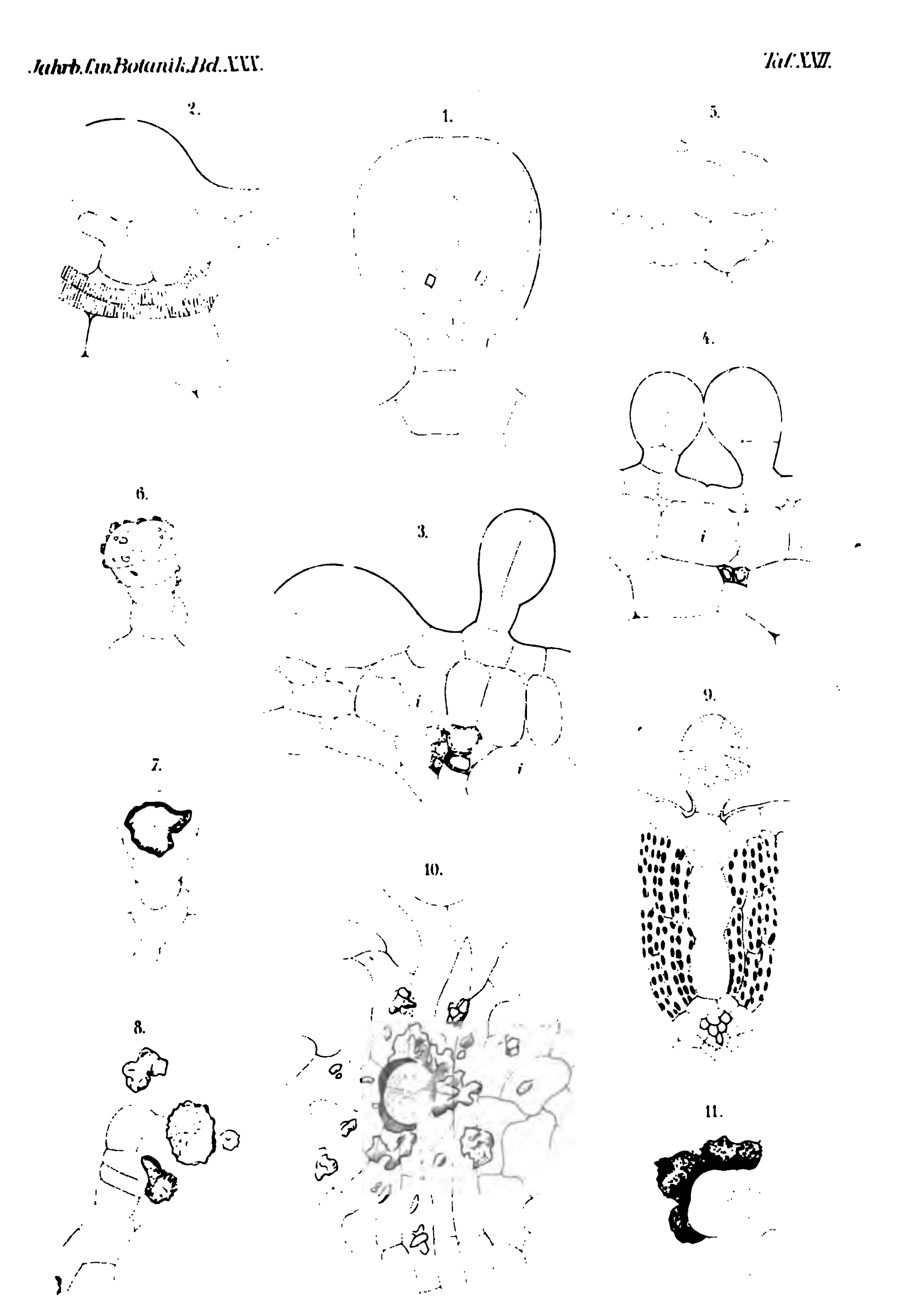


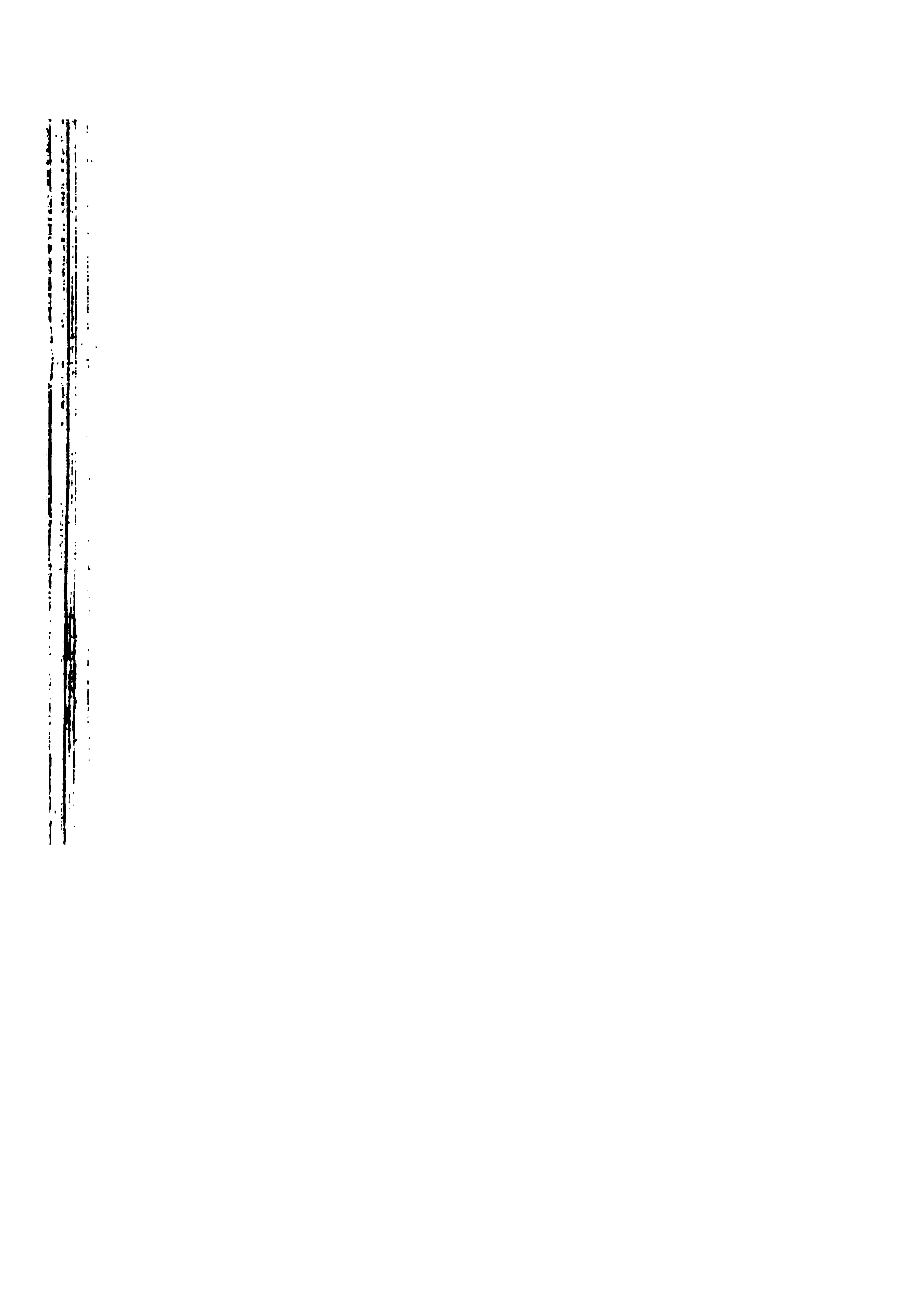



1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.




1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
a
b
c
13.
14.
15.
16.
17.
18.


2.
1.
5.
4.
6.
3.
i
i
i
7.
9.
10.
8.
11.








580.5
J25
v.30
FALCONER
BIOL. LIB
NON CIRCULATIN
DO NOT R MOVE
OM THE LIBRARY

